This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

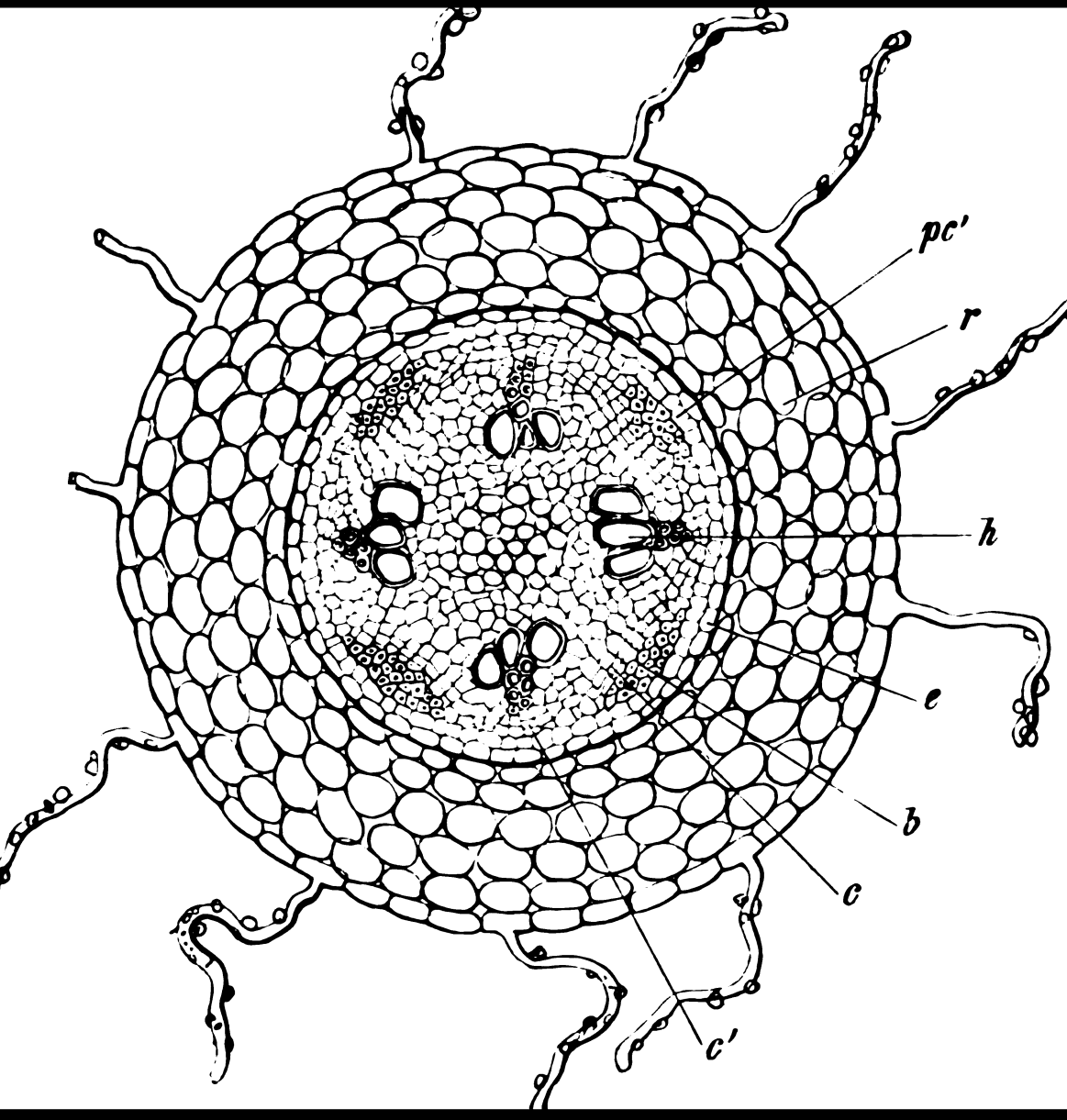
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

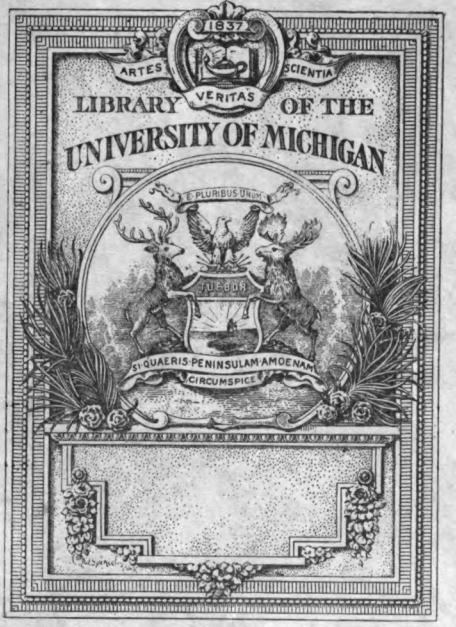
Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`



Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen unter ...

Robert Hartig

Digitized by Google



THE GIFT OF

Mrs. C. Beckington

Digitized by Google

Digitized by Google

Lehrbuch

der

Anatomie und Physiologie der Pflanzen

unter besonderer Berücksichtigung

der

Forstgewächse.

Von

Dr. Robert Hartig,
Professor der Botanik an der Universität München.

Mit 103 Textabbildungen.

Berlin.
Verlag von Julius Springer.
1891.

17/1/91
10 M

Digitized by Google

Science Library

QK
671
.H33

Digitized by Google

Transf. to Science
3-13-62

Vorrede.

Als vor acht Jahren mein Lehrbuch der Baumkrankheiten erschien, konnte kein Zweifel darüber bestehen, dass damit eine längst empfundene Lücke der botanischen und forstlichen Literatur ausgefüllt wurde. Im Hinblick auf die zahlreichen vortrefflichen Lehrbücher der Botanik mag es dagegen nothwendig erscheinen, mit einigen Worten die Gründe anzuführen, die mich veranlasst haben, das vorliegende Lehrbuch zu schreiben. Während meiner 23jährigen Lehrthätigkeit hatte ich das besondere Glück, jederzeit fast ausschliesslich junge Forstleute als Zuhörer vor mir zu sehen, für welche die Botanik die wichtigste Grundlage ihrer Fachwissenschaft bildet. Als künftige Pfleger des Waldes wissen dieselben die hohe Bedeutung der Botanik für ihren Beruf zu würdigen und gewährte es mir stets die grösste Freude und Genugthuung, zu erkennen, welches Interesse meine Schüler dem Studium der Pflanzenkunde entgegenbringen. Wer die Botanik sich zum Fachstudium auserkoren hat, der muss sich dieser Wissenschaft eine Reihe von Jahren fast ausschliesslich widmen und sich in allen Zweigen derselben möglichst gleichmässig zu orientiren suchen, bevor er an eine selbstthätige Forschung herantreten kann. Wer dagegen in einer beschränkten Zahl von Studienjahren neben der Botanik noch aus einer Reihe der verschiedenartigsten Wissensgebiete sich das Wichtigste aneignen soll, um dann in den Beruf als Mediciner, Forstmann, Lehrer u. s. w. einzutreten, der muss haushalten mit seiner Arbeitszeit und Arbeitskraft und sich bescheiden, nur die Grundlagen dieser schönen Wissenschaft kennen zu lernen. Ihm bleibt nur noch die Zeit übrig, etwas eingehender

257971

Digitized by Google

diejenigen Theile der Botanik zu studiren, die in engerer Beziehung zu dem Berufe stehen, dem er sich für's Leben gewidmet hat, und so wird z. B. der Forstmann neben einer Uebersicht über das Pflanzensystem die forstlichen Culturpflanzen und Forstunkräuter, der Mediciner und Pharmaceut die officinellen Gewächse und Giftpflanzen eingehender studiren. Die systematische Botanik kann sehr wohl in eine „reine" und eine „angewandte" zerlegt werden, dagegen ist es nicht möglich, auch die allgemeine Botanik in diese beiden Theile zu zerlegen.

Die für den Forstmann besonders interessanten Theile der Anatomie und Physiologie können nur im Zusammenhange mit einem vollständigen Vortrage dieser Wissenschaft zum Verständniss gebracht werden, und gewinnt der Zuhörer durch eine Hervorhebung der ihm wichtigen Fragen eine weit grössere Liebe für Botanik, als wenn auf die besonderen Interessen desselben gar keine Rücksicht genommen und vielleicht mehr das mit grosser Breite vorgetragen wird, was gerade den Lehrer persönlich interessirt.

Wenn ich im Titel hervorgehoben habe, dass die Forstgewächse besondere Berücksichtigung gefunden haben, so wird man daraus dem Lehrbuche den Vorwurf der Einseitigkeit nur dann machen können, wenn man zugiebt, dass alle Lehrbücher an einer gewissen Einseitigkeit leiden, welche in der wissenschaftlichen Richtung ihrer Verfasser die natürliche Erklärung und Entschuldigung findet.

Unsere bekannten Lehrbücher zeigen bei aller sonstigen Vortrefflichkeit doch in mehr oder weniger auffallendem Maasse eine Einseitigkeit oder Unvollständigkeit insofern, als sie manche Gebiete botanischen Wissens fast unberücksichtigt lassen, die für den Forstmann von hervorragendem Interesse sind. Die Kenntniss vom Bau und von den Functionen des Holzkörpers der Bäume gehört zu diesen meist sehr stiefmütterlich behandelten Gebieten und doch ist dieselbe von grösserem Interesse für den studirenden Forstmann, als etwa die Kenntniss der mancherlei Reizbewegungen der Pflanze oder als die anatomischen Eigenthümlichkeiten der Cryptogamen und Monocotylen, so interessant und wichtig das

Digitized by Google

Studium dieser Erscheinungen auch zweifellos für den Fachbotaniker ist.

Auf die krankhaften und abnormen Erscheinungen im Pflanzenleben bin ich nicht eingegangen, da deren Betrachtung und Studium längst zu einer gesonderten Disciplin sich aufgeschwungen hat.

In erster Linie habe ich bei Bearbeitung dieses Lehrbuches den Forstmann im Auge gehabt, der sich über den gegenwärtigen Stand der physiologisch-anatomischen Wissenschaft unterrichten will; sollte dasselbe auch in anderen Kreisen, die sich für die Botanik interessiren, Anklang finden, so würde mich das sehr erfreuen.

So grossen Werth ich auf gute Abbildungen lege, so habe ich mich auf eine geringe Anzahl beschränkt, um das Buch nicht allzusehr zu vertheuern. Einem jeden Lehrer stehen heute zahlreiche und vortreffliche Wandtafeln zur Verfügung und es erscheint mir sehr zweckmässig, wenn der Studirende veranlasst wird, nach diesen und nach den Handzeichnungen des Lehrers Copien auszuführen, die das Gehörte dem Verständnisse zuführen und dem Gedächtnisse einprägen.

Nur wenige Figuren habe ich neu gezeichnet und dabei auch einige Abbildungen von de Bary, Sachs und Strassburger benutzt, die meisten Figuren entnahm ich meinen früher erschienenen Werken, sowie der Anatomie und Physiologie meines verstorbenen Vaters.

Möge das neue Lehrbuch freundliche Aufnahme und wohlwollende Beurtheilnng finden und dazu beitragen, dass das Interesse und Verständniss für Bau und Leben der Pflanzen, insbesondere auch der Bäume immer allgemeiner verbreitet werde.

München, Juni 1890.

R. Hartig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Inhalts-Verzeichniss.

I. Abschnitt.

Die Zelle.

Seite

§ 1. Die Molecularstructur der organischen Substanzen 1
§ 2. Allgemeines über die Elementarorgane 8
§ 3. Das Protoplasma 14
§ 4. Zellkern, Zellvermehrung, Zellhautbildung 18
§ 5. Die Zellwandung 23
§ 6. Die in der Zelle entstehenden Pflanzenstoffe 41

II. Abschnitt.

Die Zellensysteme.

A. Das Hautgewebesystem.

§ 7. Die Oberhaut 59
§ 8. Das Hypoderma 65
§ 9. Die Korkhaut 65
§ 10. Die Borke 69
§ 11. Die Korkwarzen 71
§ 12. Der Wundkork 74

B. Das Strangsystem.

§ 13. Einfache und zusammengesetze Stränge 74
§ 14. Die Organe des Holzes 79
§ 15. Die Organe des Bastes 93
§ 16. **C. Das Grundgewebesystem** 97
§ 17. **D. Die Milchröhren und Secretbehälter** 101

III. Abschnitt.

Die Pflanzenglieder.

A. Der Spross.

§ 18. a) Die Knospe 112
b) Die Sprossaxe
§ 19. Die Vegetationsspitze 122

Digitized by Google

Seite

§ 20. Bau der Cryptogamen 127
§ 21. Bau der Monocotylen 128
§ 22. Bau der Dicotylen und Gymnospermen 129
§ 23. c) Die Blätter 137
§ 24. d) Metamorphosirte und reducirte Sprosse 140
§ 25. **B. Die Wurzel** 142

IV. Abschnitt.

Die Gesammtpflanze.

A. Verhalten der Pflanze gegen äussere Einwirkungen.

§ 26. Einwirkungen der Wärme auf die Pflanze 153
§ 27. „ des Lichtes auf die Pflanze 172
§ 28. „ der Schwerkraft 182
§ 29. „ des mechanischen Druckes und der Erschütterungen auf die Pflanze 184
§ 30. „ der Elektricität auf die Pflanze 187

B. Die Ernährung der Pflanze.

§ 31. Die Athmung 187
§ 32. Die Wasserverdunstung 192
§ 33. Die Wasseraufnahme und Wasserbewegung in der Pflanze 198
§ 34. Die Nährstoffe der Pflanze 217
§ 35. Die Nährstoffaufnahme 225
§ 36. Die Umwandlung der Nährstoffe zu Bildungsstoffen 229
§ 37. Die Wanderung der Bildungsstoffe 232
§ 38. Das Reifen und Keimen der Samen 240
§ 39. Die Bedeutung der Reservestoffe 248

C. Das Wachsthum der Pflanze.

§ 40. Das Längenwachsthum der Pflanze 254
§ 41. Die Zeit der Jahrringbildung 261
§ 42. Die jährliche Zuwachsgrösse 264
§ 43. Die Form des Jahrringes 269
§ 44. Die Vertheilung des Zuwachses am Baume 271
§ 45. Die Verschiedenheiten im Holze desselben Jahrringes 274
§ 46. Die Verschiedenheiten des Holzes successiver Jahresringe 284
§ 47. Die Verschiedenheiten im Bau des Jahrringes nach der Baumhöhe . 289

D. Die Vermehrung der Pflanze.

§ 48. Die vegetative Vermehrung 293
§ 49. Die geschlechtliche Fortpflanzung 297

Register 305

Digitized by Google

I. Abschnitt.

Die Zelle.

§ 1. Die Molecularstructur der organischen Substanzen.

Es ist nicht wohl möglich, sich eine klare Vorstellung vom anatomischen Bau des Pflanzenkörpers zu verschaffen, ohne sich zuvor über gewisse Eigenschaften der organischen Substanz, aus welcher derselbe zusammengesetzt ist, unterrichtet zu haben. Die Stoffe, aus denen die, den Pflanzenkörper aufbauenden Zellen bestehen, lassen Eigenschaften erkennen, die wir an anorganischen Körpern nicht wahrnehmen, die wir uns aber vergegenwärtigen müssen, um Entstehung, Wachsthum, Bau und Lebensthätigkeit der Zelle begreifen zu können.

Es ist bekannt, dass sich alle Substanzen aus kleinsten Theilchen, den Atomen, zusammensetzen, die durch Zwischenräume von einander getrennt und nicht mehr zerlegbar sind. Die Atome sind auch bei den einfachen Elementen immer zu Gruppen vereinigt und treten mindestens paarweise auf.

Wenn eine bestimmte Anzahl von Atomen verschiedener Elemente sich in einer bestimmten Lagerung zu einem Ganzen verbindet und zwar vermöge der ihnen innewohnenden Anziehungskräfte, so entsteht eine chemische Verbindung. Je stärker diese Anziehungskräfte sind, um so fester haften die Atome einer Verbindung an einander, und diese kann nur zerlegt werden unter der Einwirkung von Atomen, die eine noch grössere Anziehung zu den einen oder anderen Atomen der Verbindung besitzen. Eine solche Zerlegung heisst dann eine chemische Zersetzung. Der kleinste Theil einer Atomverbindung heisst Molekül. Der Charakter eines Moleküls wird nicht allein durch die Zahl und Art der Atome, die

Digitized by Google

in ihm vereinigt sind, bestimmt, sondern auch durch die Art der Gruppirung der verschiedenen Atome innerhalb desselben, und können solche aus gleichartigen Atomen bestehende Verbindungen durch Umlagerung innerhalb des Moleküls sehr leicht in einander übergeführt werden.

Es giebt viele organische Verbindungen, die aus Molekülen bestehen, welche sich nebeinander lagern, ohne dass sie nochmals zu Gruppen von bestimmtem Charakter zusammentreten. Dies sind die krystallisirbaren organischen Stoffe. Treten sie mit Wasser in Berührung, so erfolgt Auflösung, indem ein Molekül nach dem anderen durch das Lösungswasser, wenn dessen Anziehungskraft zu den Molekülen der Substanz grösser ist, als die Anziehung der Substanzmoleküle untereinander, abgerissen und zwischen die Wassermoleküle geschoben wird.

Erst dann, wenn die Lösung gesättigt, d. h. wenn Gleichgewicht eingetreten ist zwischen der Anziehungskraft der Wassermoleküle unter sich und der Anziehung zwischen Wasser und Substanzmolekülen, hört die weitere Loslösung von Krystallmolekülen auf. Die Molekularlösungen sind diffusibel, können also zarte Zellhäute passiren, da die Moleküle so klein sind, dass sie die zwischen den Substanztheilchen (Micellen) der Zellhaut befindlichen Zwischenräume (Interstitien) zu passiren vermögen.

Bei den meisten organischen Substanzen vereinigen sich die Moleküle zu sogenannten Micellen oder Tagmen, die dann erst die Bausteine zum Aufbau der organischen Substanz, so z. B. der Zellwand, des Protoplasmas u. s. w. ausmachen.

Ein Micell ist eine Vereinigung von Molekülen, die so eng mit einander verbunden sind, dass niemals Wasser in das Innere einzudringen vermag, wogegen die Micelle in frischem Zustande der Substanz durch Wasserhüllen von einander getrennt sind.

Wie die Bausteine eines Hauses sich nicht unmittelbar berühren, sondern durch Mörtel von einander getrennt sind, so sind auch die Micelle einer frischen organischen Substanz von einander durch Wasserhüllen getrennt, und die vom Wasser eingenommenen Räume zwischen den Micellen werden Micellarinterstitien genannt. Geht durch Austrocknung Wasser aus der Substanz verloren, so nähern sich die Micelle einander, und die Substanz schwindet. Wird dagegen eine aus Micellen zusammengesetzte, trockene organische

Digitized by Google

Substanz mit Wasser in Berührung gebracht, dann tritt ein Process der Einsaugung ein, der als Imbibition bezeichnet wird, mit einem Quellen der Substanz verbunden ist und nicht mit dem Process der Capillareinsaugung verwechselt werden darf.

Unter Capillarität versteht man bekanntlich das Eindringen von Wasser oder anderen Flüssigkeiten in bereits vorhandene sehr kleine Räume, die zuvor von Luft erfüllt waren, wobei also das Wasser lediglich an die Stelle der Luft tritt und die Substanz selbst ihr Volumen nicht verändert. Legt man z. B. ein Stück Holz in Wasser, so dringt letzteres in die offenen Gefässe capillar ein, treibt die Luft aus denselben hinaus, ohne dass zunächst das Holz quillt, gerade so wie ein Ziegelstein in's Wasser gelegt, begierig Wasser capillar aufnimmt, ohne grösser zu werden.

Ganz anders äussert sich der nur der organischen Substanz zustehende Process der Imbibition, bei welcher das Wasser nicht in bereits vorhandene Räume eindringt, sondern erst solche Räume sich durch Auseinanderdrängen der Substanztheilchen schafft. Die Micelle, welche selbst undurchdringbar für Wasser sind, besitzen ein um so lebhafteres Anziehungsbestreben für Wasser, je wasserärmer die Substanz ist, d. h. je kleiner die die Micelle umgebenden Wasserhüllen sind. Mag sich nun der wasserarmen Substanz Wasser in liquidem oder gasförmigem Zustande, also durch die Luftfeuchtigkeit darbieten, so wird dasselbe zunächst von den aussen gelegenen Micellen energisch an und in die Micellarinterstitien hineingezogen, die in Folge dessen auseinandertreten und eine Vergrösserung der Substanz, ein Quellen herbeiführen. Die weiter im Innern gelegenen, von Wasserhüllen noch nicht umgebenen Micelle entziehen das Wasser den äusseren Substanztheilen, die ihrerseits den Verlust durch fortgesetzte Anziehung oder Einsaugung von aussen ersetzen. Dieser Process dauert bei Gegenwart genügender Wassermengen so lange fort, bis die Anziehungskraft der Micelle zu neuen Wassertheilchen in der ganzen Substanz sich ausgeglichen hat und nicht mehr grösser ist, als die Anziehung der Micelle untereinander. Die Anziehungskraft der Micelle zum Wasser ist eine sehr grosse und sie erzeugt eine lebendige Kraft, die sich beim Quellen des Holzes durch den gewaltigen Druck zu erkennen giebt, der dabei zur Wirkung kommt. Der Eintritt der Sättigung ist nach der Beschaffenheit der Substanz ein

Digitized by Google

sehr verschiedener, von der völligen Auflösung durch die gallertartige Quellung bis zu der geringen Quellung fester Membranen.

Von den verschiedenen organischen Substanzen, deren Schwindung und Quellung eine sehr variable ist, interessirt uns hier besonders das Holz. Die Substanz der Holzwandung im Splintzustande zeigt die Eigenschaft, beim Uebergange aus dem gesättigten in den völlig trockenen Zustand ihr Volumen etwa von 3 auf 2 zu vermindern und umgekehrt beim Quellen die Hälfte ihres Trockenvolumens an Wasser wieder aufzunehmen. Es scheint aber, dass eine völlig ausgetrocknete Holzwandung nicht mehr im Stande ist, ebensoviel Wasser aufzunehmen, als sie beim Trocknen hergegeben hat. Je nach der Holzart dürften geringe Abweichungen bezüglich des Schwindens und Quellens vorkommen, und wesentlich verändert wird diese Eigenschaft durch den Eintritt der Verkernung. Wie wir später sehen werden, treten bei der Verkernung in die Wandungssubstanz der Holzzelle Stoffe (Gerbstoffe, Harz, Färbstoffe etc.), welche einen Theil des Wassers aus den Micellarinterstitien verdrängen und an dessen Stelle treten. Trocknet nun Kernholz zusammen, so können die Micelle der Holzwandung nicht mehr so nahe zusammentreten, wie im Splintzustande, und das Schwinden ist ein weitaus geringeres geworden. Das Schwinden des aus Zellen zusammengesetzten Holzkörpers ist selbstverständlich ein anderes, als das der Wandungssubstanz, und hängt dasselbe nicht allein von der Dickwandigkeit der Organe, sondern auch von der Zusammensetzung des Holzes aus verschiedenen Gewebsarten ab.

Ueber die Gestalt der Micelle, die so klein sind, dass sie auch bei den stärksten uns zur Verfügung stehenden Vergrösserungen nicht erkennbar werden, sind nur Vermuthungen auszusprechen und darf man annehmen, dass sie keine kugelförmige, sondern eine prismatische oder parallelopipedische sei und zwar desshalb, weil sich beim Trocknen der Substanz die Micelle so aneinanderlegen, dass keine Zwischenräume entstehen, die in Folge des Eindringens der Luft Trübung hervorrufen würden. Es ist ferner das eigenartige Verhalten der Zellwände und der Stärke im polarisirten Lichte, nämlich die doppelte Lichtbrechung als ein Beweis dafür betrachtet, dass sich in der Substanz Krystallflächen, gleichsam Blätterdurchgänge finden, doch dürfte dieser Beweis nicht unan-

Digitized by Google

fechtbar sein, nachdem sich ja die Aschenbestandtheile, insbesondere der oxalsaure Kalk wahrscheinlich in Form kleiner Krystalle in der Wandsubstanz finden und jenes optische Verhalten erklären könnten. Endlich aber deutet das verschiedenartige Schwinden und Quellen des Holzes nach der Längsrichtung, der tangentialen und radialen Richtung auf jene Micellform hin. Es ist denkbar, dass in der Längsaxe der Organe auch die Längsaxe der Micelle liegt und dass die geringe Schwindung des Holzes in der Längsrichtung daher stammt, dass sich in dieser Richtung die Micellarinterstitien weit seltener wiederholen, als in den rechtwinklig dazu stehenden Axen. Es unterliegt aber keinem Zweifel, dass auch der anatomische Bau, insbesondere Zahl und Breite der Markstrahlen auf die Grösse des Schwindens einen bedeutenden Einfluss ausübt.

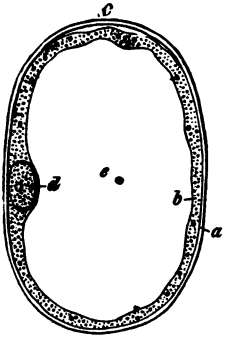


Fig. 1.

Schema einer Pflanzenzelle. a Zellhaut. b Protoplasma oder Primordialschlauch, der sich bei c von der Zellhaut abgelöst hat. d Zellkern. e Zellsaft.

Zum Verständnisse des Baues und der Lebensverrichtungen der Zellen, aus denen der Pflanzenkörper zusammengesetzt ist, erscheint ein Blick auf die Erscheinungen der Diosmose und des dadurch veranlassten Turgors der Zellen schon hier wünschenswerth. Eine lebensthätige Pflanzenzelle besteht in der Regel aus einer festen aber elastischen, aus Cellulosemicellen bestehenden Membran, der Zellhaut oder Zellwandung, Fig. 1a., deren Innenwandung sich ein vorwiegend aus Eiweissmicellen bestehender, weicher, plastischer, fein gekörnter Körper, das Protoplasma, Fig. 1b., eng anlegt. In gewissen Fällen, besonders bei Anwendung Wasser entziehender Mittel löst sich das Protoplasma von der Zellhaut ab (c, Plasmolyse), es contrahirt sich und tritt in die Mitte der Zelle. Im Protoplasma findet sich stets, mit Ausnahme der niedersten Organismen, ein bestimmt geformter, ebenfalls aus Protoplasmasubstanz bestehender, feinkörniger Körper, der Zellkern, nucleus (d), in dessen Innern sich ein oder mehrere grössere Körner, die Kernkörper, nucleoli, erkennen lassen.

Der Innenraum der Zelle ist von einer stets klaren, aber öfters gefärbten Flüssigkeit, dem Zellsaft (e) erfüllt. Im Zellsafte

Digitized by Google

finden sich mannigfach verschiedene Stoffe gelöst, und zwar einestheils die von der Pflanze aus dem Boden aufgenommenen anorganischen Salze, anderntheils organische Stoffe, die der Zelle entweder von anderen Zellen zugeführt oder erst in ihr neu entstanden sind. Diese Stoffe sind entweder befähigt, aus dem Zellsafte durch den Protoplasmakörper, der in der vorbeschriebenen Form auch als Primordialschlauch bezeichnet worden ist, und durch die Zellwand hindurchzuwandern, sind also diffusibel, oder der Primordialschlauch lässt sie nicht passiren, in welchem Falle sie also gezwungen sind, im Zellsafte zu verharren, bis sie etwa durch Processe des Stoffwechsels eine Umwandlung zu diffusiblen Stoffen erlitten haben.

Wenn eine Pflanzenzelle, wie sie vorstehend in ihren Haupteigenschaften charakterisirt ist, mit einer ausserhalb derselben befindlichen Flüssigkeit, die zunächst nur aus Wasser bestehen mag, in Berührung tritt, so beginnt zwischen der Zellsaftlösung und dem Aussenwasser ein osmotischer Austausch. Diffussible Stoffe des Zellsaftes werden aus der Zelle herausgezogen und sich mit dem Wasser vermischen, wogegen die nicht diffusiblen Stoffe mit lebhafter Begier Wasser von aussen in die Zelle hinein ziehen werden. Eine Folge dieser Wasserzufuhr ist die Volumenvergrösserung des Zellinhaltes und die elastische Ausdehnung der Zellhaut. Diese findet aber ihre natürliche Grenze in der Cohäsion der Cellulosemicelle, und die elastisch ausgespannte Zellhaut übt einen Druck auf den Zellinhalt aus. Dieser Zustand der Zelle wird als Turgor bezeichnet. Besitzt eine Zelle, z. B. eine Wurzelzelle die Eigenschaft, dass ihr Protoplasmakörper auf der von Wasser bespülten, also der mit dem Bodenwasser in Berührung tretenden Seite Wasser mit Leichtigkeit von aussen nach innen hindurchlässt, auf der mit den nach innen angrenzenden benachbarten Wurzelzellen sich berührenden Seite dagegen Wasser leicht von innen nach aussen passiren lässt, so besitzt man in dem Turgor der Zelle eine energische, Wasser von aussen nachsaugende und nach innen mit starkem Drucke abgebende Kraft (Wurzeldruck). Ist dagegen eine Zelle in Bezug auf die wasserdurchlassenden Eigenschaften des Protoplasmas allseitig gleichartig gebaut, so hört die Wasseraufsaugung vollständig auf, sobald Gleichgewicht eingetreten ist zwischen der Cohäsionskraft der gespannten Zellhaut und den osmotischen Kräften des Zellinhaltes.

Digitized by Google

Nehmen wir nun an, dass in dem die Zelle von aussen bespülenden Wasser sich irgend welche Stoffe gelöst befinden, so hängt deren Aufnahme davon ab, ob diese Stoffe überhaupt diffusibel sind, d. h. ob die kleinsten Theile sich im molekularen Zustande befinden. Micelle sind zu gross, um die Micellarinterstitien organischer Membranen zu passiren. Aber auch über den Eintritt und Austritt molekularer Lösungsstoffe entscheidet deren Verhalten zu den Micellen einerseits der Zellhaut, andererseits und vornehmlich des Primordialschlauches. Die ihnen innewohnenden anziehenden und abstossenden Kräfte sind es, welche darüber entscheiden, ob die Moleküle eines Stoffes überhaupt durch die Micellarinterstitien hindurchgelangen, und in welcher Geschwindigkeit dies geschieht. Wir werden später sehen, dass hierauf nicht allein die Aufnahme und Auswahl der Nährstoffe der Pflanze aus dem Boden beruht, sondern auch die Wanderung dieser Stoffe, sowie der in der Pflanze erzeugten organischen Bildungsstoffe von Zelle zu Zelle. Endlich ist noch hervorzuheben, dass die Aufnahme des Wassers sowie der darin gelösten Stoffe in das Innere der Zelle wesentlich bedingt wird von dem Concentrationsgrade der Lösungen ausserhalb und innerhalb einer Zelle. Ein bestimmter Stoff kann nur so lange aus einer Zelle in die andere diffundiren, als in letzterer die Lösung dieses Stoffes eine verdünntere ist, als in ersterer.

Eine ununterbrochene Zufuhr wird also nur solange erfolgen, als entweder die aufsaugende Zelle diese Stoffe wieder an andere Zellen abgiebt, oder sie in ihrem Innern verarbeitet, wie das z. B. stattfindet, wenn eine Zelle den zugeführten Zucker in Stärkekörner umwandelt. Tritt eine Zelle in Berührung mit einer Lösung, welche concentrirter ist als ihr Zellsaft, so geht ihre Turgescenz verloren, sie giebt Wasser an die concentrirte Lösung ab, das Protoplasma löst sich von der Zellwand und es tritt der Zustand der Plasmolyse ein. Mit dem Aufhören des Turgors ist Welken und bei Ueberschreitung gewisser Grenzen der Tod der Zelle verbunden. Schon bei einer Auflösung von Kochsalz in Wasser, wie sie im Ostseewasser gegeben ist (2,7 %), hört die Wasseraufsaugung der Wurzeln der meisten Pflanzen auf und dieselben vertrocknen.

Schliesslich wollen wir hier noch auf das durch die Micellarstructur der organischen Substanzen bedingte Wachsthum derselben durch Intussusception hinweisen.

Digitized by Google

Auf die Beantwortung der Frage, ob und in welchem Grade die festen organischen Substanzen durch Apposition, d. h. durch Ablagerung neuer Schichten aus dem Protoplasmakörper wachsen, können wir erst dann eingehen, wenn wir uns mit Bau und Eigenschaften der Zelle näher vertraut gemacht haben. Da es aber nicht bezweifelt werden kann, dass auch dann, wenn jene Frage bejaht werden muss, eine Vergrösserung der organisirten Substanzen durch inneres Wachsthum anzunehmen ist, so soll schon hier dasselbe besprochen werden.

Nicht nur die Zellwandung, sondern auch deren Inhalt, d. h. das Protoplasma und die in ihm sich bildenden organisirten Körner wachsen dadurch, dass zwischen den vorhandenen Micellen neue Micelle aus den in die Micellarinterstitien eindringenden Nährstoffen der Bildungsstofflösung entstehen. Indem aus der Imbibitionsflüssigkeit gewisse Stoffe bei der Bildung neuer Micelle ausscheiden, wird dadurch eine Zufuhr der verbrauchten Stoffe in das Innere der wachsenden Substanz behufs Ausgleichung des gestörten endosmotischen Gleichgewichts nöthig. Die Aufnahme dieser Stoffe in das Innere der wachsenden Substanz hinein wird Intussusception genannt.

Das Flächenwachsthum der Zellhaut steht dabei in unmittelbarer Beziehung zum Turgor der Zelle. Indem die Zellhaut der jungen zarthäutigen Zelle elastisch ausgepannt wird, treten die Micelle derselben auseinander und erleichtern damit das Eindringen der Nährstoffe, die in den Micellarinterstitien neue Micellen entstehen lassen. Wir werden späterhin sehen, dass eine wesentliche Verdickung der Zellwandung erst einzutreten pflegt, wenn das Flächenwachsthum nahezu beendigt ist. Dass auch das Dickenwachsthum mindestens innerhalb gewisser Grenzen auf innerem Wachsthum beruht, wurde schon oben hervorgehoben.

§ 2. Allgemeines über die Elementarorgane.

Es muss angenommen werden, dass einmal in einer sehr frühen Entwickelungsperiode der Erde die ersten Organismen unter günstigen Bedingungen entstanden sind, die, wenn sie heute wieder zusammenträfen, zu gleichen Resultaten, d. h. zur Erzeugung niederster Organismen führen würden. Wie sich dieser Vorgang ab-

Digitized by Google

gespielt hat, darüber können nur Vermuthungen ausgesprochen werden. Möglicherweise traten zunächst, durch das Zusammentreffen einer Reihe äusserer Verhältnisse begünstigt, die Atome des Eiweisses zusammen. Leider ist es bisher der Chemie nicht geglückt, die chemische Constitution der Eiweissstoffe klar zu erkennen. Ist das geschehen, so wird man vielleicht auch im Stande sein, Eiweiss herzustellen, wie ja schon die künstliche Herstellung einer Reihe nicht organisirter organischer Stoffe geglückt ist. Niemals wird es aber gelingen, eine, selbst die einfachste, lebende Zelle auf künstlichem Wege herzustellen, da diese das Resultat einer langen Entwicklungsgeschichte ist. Die Eiweissmoleküle traten zu Micellen und diese zu kleineren, sich nach aussen abgrenzenden Gruppen zusammen, in denen innere Kräfte zur Geltung kamen, welche ein Wachsen, d. h. eine Erzeugung neuer Eiweissmoleküle zwischen den vorhandenen zur Folge hatten. Nach Erreichung einer gewissen Grösse theilten sich diese kleinen Eiweisskörperchen, wodurch eine Vermehrung derselben herbeigeführt wurde. Aus diesen niedrigsten Elementarorganismen gingen späterhin die Mikroorganismen als selbstständige Lebewesen hervor, die nicht nur bestimmte morphologische, sondern auch bestimmte physiologische Eigenschaften zeigten und deren Studium wegen ihrer geringen Grösse erst in der Neuzeit durch die verbesserten optischen Instrumente und Untersuchungsmethoden möglich geworden ist. Es hat sich als unzweifelhaft herausgestellt, dass auch diese Spaltpilze niemals durch Urzeugung entstehen können, sondern nur durch Theilung vorgebildeter Organismen derselben Art.

Nun wissen wir auch, dass im Protoplasmakörper der Pflanzen- und Thierzellen sich zahllose, ausserordentlich kleine, rundliche und stabförmige Körperchen finden, die von Th. Hartig[1]) als „Schlauchsaftkörper“ bezeichnet wurden. Nach ihm wird die Trübung des Protoplasmas „durch eine grosse Menge der kleinsten, stabförmig verlängerten Körper veranlasst, deren Dasein nur unter den günstigsten Beleuchtungsverhältnissen und bei sehr starker Vergrösserung erkennbar sei.“ Er hat dieselben in unseren Figuren 2 bis 5 durch feine Strichelchen oder Punkte angedeutet. In jüngster Zeit

[1]) Th. Hartig, Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen. Berlin 1878. S. 11 und 13.

Digitized by Google

hat Altmann[2]) diese als „Zellengranula“ benannten Körperchen geradezu als die Elementarorganismen der Pflanzen und Thiere bezeichnet. Er sagt: „Die Zellen sind nicht Elementarorganismen, sondern Colonien von solchen mit eigenartigen Gesetzen der Colonisation; die Zellen entstehen aber nicht durch das Zusammentreten der Kügelchen (und Stäbchen), sondern sie sind daraus in jenen geschichtlichen Perioden entstanden, die den mikroskopischen Elementen gerade so eigen sind, wie den groben Formen der Lebewesen auch. Die Elementarkörnchen der Zellen, welche noch heute ihre analogen Vertreter in den Mikroorganismen haben und welche seit jenen Perioden in den Zellen existiren, vermögen nicht mehr selbstständige Lebewesen zu werden.“

Man käme darnach zu der Anschauung, dass die ersten Protoplasmazellen dadurch entstanden, dass grössere Gruppen der kleinsten, kugel- oder stabförmigen Elementarorganismen sich vereinigten, dass diese Protoplasmaklümpchen unter der Einwirkung chemischer, in ihrem Innern zur Geltung kommender Processe sich in einer späteren Entwickelungsepoche mit einer zarten Aussenschicht bekleideten, wodurch dann die ersten Zellen entstanden.

Wenn Th. Hartig und Andere zu der Annahme kamen, dass diese Elementarorganismen unter Umständen sich in Mikroorganismen, d. h. Spaltpilze umwandeln könnten, so ist das durch die Unvollkommenheit früherer Untersuchungsmethoden erklärlich und entschuldbar. Dagegen erscheint es nothwendig, darauf hinzuweisen, dass Th. Hartig stets die Lehre vertheidigt hat, dass alle organisirten Gebilde im Protoplasma der Zelle durch Theilung, Wachsthum und Stoffwandlung der kleinsten Protoplasmakörperchen entstehen, wogegen bekanntlich bis vor nicht gar langer Zeit fast alle Botaniker der irrigen Anschauung waren, dass im Protoplasma hochorganisirte Gebilde, ja selbst die Zellkerne durch „Differenzirung“, d. h. durch eine Art von Urzeugung aus organischer Substanz hervorgingen.

Mag nun die weitere Forschung die vorstehend mitgetheilte Anschauung über die Entstehung der Zelle aus Colonieen kleinster Körnchen und stabförmiger Elementarorganismen bestätigen

---

[2]) R. Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.

Digitized by Google

oder nicht, so werden wir doch bei der Betrachtung des anatomischen Baus der Pflanze noch lange Zeit, ja vielleicht stets von der Zelle als Elementarorgan auszugehen haben, da nicht allein jede Pflanze aus einer einzelnen Zelle hervorgeht, deren Theilungsfähigkeit zur Entstehung der zusammengesetzten Gewebskörper führt, sondern auch alle pflanzlichen Stoffe entweder Bestandtheile von Zellen sind, oder doch in solchen ihren Ursprung gefunden haben.

Wir haben schon S. 5 die wesentlichsten Bestandtheile einer fertigen Zelle kennen gelernt. Der wichtigste und niemals fehlende ist das lebensthätige Protoplasma mit dem Zellkern, welches in jugendlichen Zellen den ganzen Innenraum der Zelle ausfüllt; ja es giebt Zellen, die nur aus ihm bestehen und sich erst in einem späteren Entwicklungsstadium mit einer festen Zellhaut umkleiden oder Zellsaft in ihrem Innern bilden.

Die Bildung der Zellwandung ist nothwendig, um die Zellen zum Aufbau zusammengesetzter Pflanzenkörper geschickt zu machen, doch wird durch sie der lebensthätige Theil der Zelle gleichsam von der Umgebung abgeschlossen und der Wechselverkehr mit den Nachbarzellen sehr erschwert, ja in solchen Fällen, in denen die Zellwandung eine grössere Dicke erreicht, Fig. 2, würde derselbe ganz unmöglich gemacht werden, wenn nicht in ihr mehr oder weniger zahlreiche Partieen ihre jugendlichste Zartheit sich bewahrten. Diese dünn bleibenden Stellen, zu denen die Tipfel (Fig. 2 h, l, m) und die spiralförmigen Verdünnungen gehören, erleichtern nicht allein den Process der Diosmose zwischen den benachbarten Zellen, sondern es scheint auch viel allgemeiner, als man noch vor kurzer Zeit annahm, ein unmittelbarer Zusammenhang des Protoplasmas der Nachbarzellen durch diese Tipfel zu bestehen.

Wenn sich bei der Plasmolyse der Primordialschlauch von der Zellwandung loslöst, bleibt dieser in sehr vielen Fällen an den Tipfelstellen haften, wie das auch in Figur 2 bei k angedeutet ist. Durch äusserst feine Poren in den Schliesshäuten der Tipfel gehen, wie es scheint, Verbindungsstränge des Protoplasmas von Zelle zu Zelle und wird durch diese der Zusammenhang aller lebensthätigen Theile des Pflanzenkörpers gewahrt. Im ersten Jugendstadium der Zellen und Zellgewebe ist die Zellmembran, welche die Nachbarzellen trennt, eine äusserst zarte und lässt keinerlei Schichtung

Digitized by Google

oder Trennung in zwei oder mehr Lamellen erkennen; wir werden später zu untersuchen haben, ob die Annahme, die Scheidewand zweier Nachbarzellen sei ursprünglich eine völlig einfache, beiden Zellen gemeinsame, geeignet ist, alle Erscheinungen befriedigend zu erklären. In älteren Gewebstheilen erkennt man, dass da, wo eine Zellwandung auf eine andere aufstösst, sich ein Raum gebildet

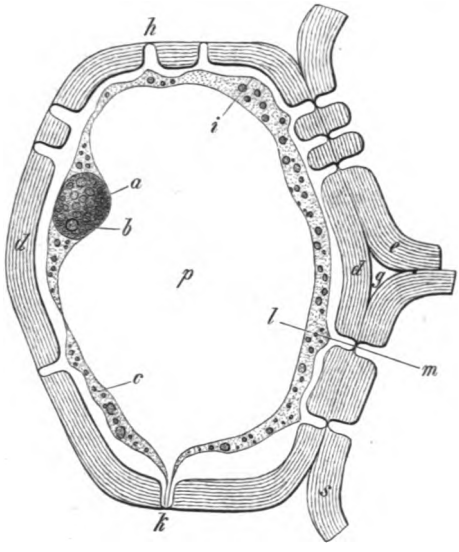


Fig. 2.

Durchschnitt einer Markzelle von Taxodium distichum. a Zellkern. b Kernkörperchen. c Protoplasmakörper. d Zellwand. e und s Zellwände zweier Nachbarzellen. g Intercellularraum. h Tipfelkanal. i Aeussere Hautschicht des Protoplasmas. k Tipfel, mit dessen Schliesshaut der Protoplasmakörper verwachsen ist. l m Korrespondirende Tipfelkanäle zweier Nachbarzellen. p Zellsaftraum. Die Zelle ist im Zustande der Plasmolyse dargestellt, in welchem sich das Protoplasma von der inneren Zellwandung abgelöst hat. Durchm. 0,05 mm. (Nach Th. Hartig.)

hat, der durch Spaltung der anfangs einfach erscheinenden Wandung entstanden ist und als Intercellularraum bezeichnet wird (Fig. 2 g). Diese ausserhalb der Zellen, d. h. zwischen den Zellwänden gelegenen Räume bilden entweder nur ein System feiner Kanäle, welche die Zellen gleichsam netzartig umgeben und, wie wir später sehen werden, zur Fortführung und Zuleitung gasartiger Stoffe dienen, oder die Spaltung der Wände geht so weit, dass die Zellen sich

Digitized by Google

mehr oder weniger abrunden, ja endlich fast ganz isoliren. Die so entstehenden Intercellularräume können sogar einen grösseren Antheil am Volumen eines Pflanzenkörpers ausmachen, als die Zellen selbst. Völlige Isolirung von Zellen sehen wir bei der Bildung von Pollenkörnern, Sporen u. s. w. eintreten. An älteren Zellen erkennt man sehr oft ganz deutlich Schichtungen in den Zellwänden, die nicht allein durch ihr optisches Verhalten, sondern auch durch Molecularstructur und chemische Verschiedenheiten hervortreten. Im normalen Zustande innig verbundene Zellen können nun auch dadurch isolirt werden, dass diejenige Schicht der Zellwandungen, welche genau auf der Grenze der Nachbarzelle, d. h. in der Mitte der gemeinsamen Wandungen liegt (primäre Wandschicht bei verholzten Zellen), entweder durch die Wirkung gewisser Holzpilze oder durch Behandlung mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure aufgelöst wird. Aeltere Gewebe verlieren sehr oft den lebensthätigen Protoplasmakörper und sterben damit ab, ohne dass sie desshalb für den Pflanzenkörper unnütz würden. So enthalten die der Wasserleitung dienenden Zellen des Holzes im Innern der verholzten Wandungen nur noch Luft und Wasser. Auch die Borke, die Korkhaut, die alten Markkörper bestehen aus Zellen ohne Protoplasma. Wir nennen solche, den verschiedensten Aufgaben im Pflanzenleben dienstbaren, nur aus Zellhüllen bestehenden Organe noch Zellen, wenn ihnen auch der lebensthätige Protoplasmaleib verloren gegangen ist.

Grösse und Gestalt der Zellen ist eine so unendlich verschiedene, dass wir es der besonderen Betrachtung der einzelnen Gewebsarten überlassen müssen, uns mit denselben bekannt zu machen. Von der minimalen Grösse eines Spaltpilzes bis zu der mehrere Centimeter erreichenden Länge eines Pollenschlauches, mancher einzelliger Algen und Pilze kommen alle Zwischenstufen vor, und bezüglich der Gestalt bedingen die Functionen, denen die Zellen im Leben der Pflanze dienstbar sind, eine nachträgliche Umgestaltung der anfänglich meist einfachen rundlichen, polyedrischen oder faserförmigen Zellformen von solcher Mannigfaltigkeit, dass ein Verständniss derselben nur im Zusammenhange mit der Besprechung der den einzelnen Gewebsarten zukommenden physiologischen Aufgaben zu erwarten ist.

Digitized by Google

§ 3. Das Protoplasma.

Untersucht man die jugendlichen Zellen einer Vegetationsspitze, so erkennt man, dass der ganze Inhalt derselben mit Protoplasma erfüllt ist. Bei höherem Alter tritt im Innern des Protoplasmas eine oder eine Mehrzahl von Zellsaftblasen auf. Zeigt sich nur eine sehr grosse Zellsaftblase (Vacuole), so bildet das Protoplasma nur einen Wandbelag, in welchem der Zellkern als seitenständiger (lateraler) eingebettet ist (Fig. 3). Entstehen gleichzeitig mehrere Zellsaftblasen, so pflegt der Zellkern nicht ein seitenständiger zu werden, sondern im Innenraum der Zelle zwischen den Zellsaftblasen, aber vom Protoplasma eingeschlossen, seine Stellung einzunehmen (centraler Zellkern). Figur 4.

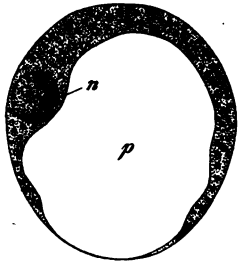


Fig. 3.

Protoplasmakörper mit wandständigem Zellkerne n und einem Zellsaftraume p. (T. H.)

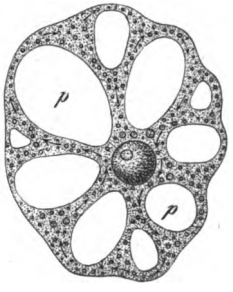


Fig. 4.

Protoplasma mit centralem Zellkerne und zahlreichen Zellsaftbläschen p. (T. H.)

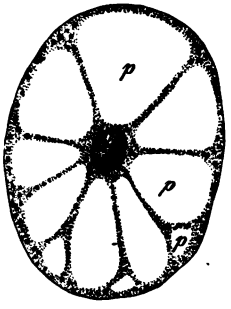


Fig. 5.

Das Protoplasma durchzieht in feinen Strängen den Zellsaftraum p. p. (T. H.)

Das Protoplasma bildet dann nicht allein eine der Zellwand anliegende Schicht, sondern es durchziehen von dieser aus Protoplasmastränge den Innenraum. In dem Figur 4 dargestellten Zustande hat das Protoplasma einen schaumigen Charakter; in der Regel bilden die Plasmastränge bei der ausgewachsenen Zelle nur noch sehr feine Ströme Fig. 5., die ein zartes Netzwerk im Zellinnern herstellen und dadurch entstanden sind, dass die wachsenden Zellsaftbläschen an ihren Berührungsflächen verschmelzen und zwischen ihnen nur ein System feiner Kanäle, in denen Protoplasma strömt, übrigbleibt. Sowohl nach aussen, als auch nach innen, d. h. gegen den Zellsaft zu, ist das Protoplasma mit einer ungemein zarten Hautschicht bekleidet, so dass also auch die feinen Plasmastränge,

Digitized by Google

welche den Zellsaft durchziehen, gegen diesen durch eine zarte Haut abgegrenzt sind, ein Umstand, welcher Th. Hartig zu der Annahme geführt hat, dass der Zellsaft im Protoplasma sich im Innern kleiner organisirter Körnchen, der Kernstoffkörper (granula), sammele, die schnell heranwachsende häutige Bläschen bilden.

Das Protoplasma besteht aus äusserst kleinen Körnchen und stabförmigen Körperchen, welche die charakteristische Trübung desselben hervorrufen, enthält aber auch Fetttröpfchen und grössere Körnchen, die durch Heranwachsen jener kleinsten Körnchen entstehen. Die Körnchen sind in einer hyalinen Substanz, der Intergranularsubstanz eingebettet, welche auch als Hyaloplasma bezeichnet worden ist, und sich sowohl auf der äusseren als inneren Grenze des Protoplasmas zu einer feinen, körnchenfreien Schicht vereint und eine häutige Beschaffenheit annimmt. Je nach der Grösse des Wassergehaltes bildet das Plasma eine mehr zähe oder eine mehr gallertartige, weiche Masse, innerhalb deren eine grosse Beweglichkeit der einzelnen Substanztheilchen ermöglicht ist. Der Hauptbestandtheil ist eine Mischung verschiedener Eiweissstoffe oder Proteïne. Leider ist die chemische Constitution derselben noch nicht klar erkannt, d. h. man weiss noch nicht, wie sich die Atome des Eiweissmoleküls aufbauen aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel und theilweise aus Phosphor. Wahrscheinlich verbinden sich sehr zahlreiche Atome der genannten Stoffe zu einander und entstehen dadurch sehr complicirte Verbindungen, die desshalb leicht in eine Mehrzahl einfacher organischer Verbindungen zerfallen. O. Loew hat aus der Fähigkeit lebender Pflanzenzellen, aus äusserst verdünnter alkalischer Silberlösung Silber abzuscheiden, die mit dem Tode der Zelle verloren geht, den Schluss gezogen, dass die Eiweissstoffe des lebenden Protoplasmas aus einem Gemische passiver und activer Eiweissstoffe bestehen. Die letzteren enthielten reducirende Atomgruppen, welche sich beim Absterben des Protoplasma in nicht reducirende Gruppen umlagern. In der immensen Beweglichkeit der Atome des activen Eiweisses der lebenden Zelle beruhe die Kraft, durch welche die mannigfachen Oxydations- und Reductionsvorgänge innerhalb derselben herbeigeführt werden. Actives Eiweiss befinde sich auch im Zellsafte besonders solcher Zellen und Pflanzentheile, welche langsam wachsen und desshalb einen Vorrath

Digitized by Google

von Eiweissstoffen besitzen. Die Eiweissstoffe gehören zu den nicht diffusionsfähigen Micellarsubstanzen und muss desshalb, um die Stickstoffverbindungen wanderungsfähig zu machen, zuvor eine Umwandlung der Eiweissstoffe in andere Stickstoffverbindungen, insbesondere in Asparagin, seltener Tyrosin, Leucin und Glutamin, eintreten, was unter der Einwirkung peptonisirender Fermente erfolgt.

Sehr oft enthält das Protoplasma noch andere lösliche, eiweissähnliche Stoffe, welche in demselben entstehend, ausgeschieden werden können und eigenthümliche Einwirkungen auf andere Stoffe ausüben, indem sie diese in einfachere Verbindungen zerlegen, ohne sich dabei selbst zu verändern. Es sind dies die Fermente. Unter den zahllosen Arten mögen die nachfolgenden kurz hervorgehoben werden: Das invertirende Ferment verwandelt den Rohrzucker in Dextrose und Lävulose und ist in der Runkelrübe nachgewiesen; das diastatische Ferment verwandelt Stärke in Glucose und Dextrin und tritt sehr allgemein verbreitet sowohl in den keimenden Sämereien als in den austreibenden Baumknospen auf, besonders bekannt ist es in der keimenden Gerste; das emulgirende oder verseifende Ferment, welches in allen ölhaltigen Sämereien das Fett in Glycerin und Fettsäure verwandelt und wanderungsfähig macht; das peptonisirende Ferment, welches das Eiweiss in lösliche Verbindungen umwandelt. Die unendlich zahlreichen Pilzfermente endlich bieten ein ganz besonderes Interesse dar, da ihre Wirkungen auf lebende und todte Organismen höchst mannigfacher und auffälliger Natur sind. Nur in einigen Fällen ist es bisher geglückt, Pilzfermente direct zu untersuchen; meist können wir nur aus der Einwirkung der Pilze auf die umgebenden organischen Substanzen den Schluss ziehen, dass dieselben Fermentstoffe ausscheiden. So wissen wir, dass in lebenden Pflanzengeweben einige Pilzfäden die Entstehung gewaltiger Wucherungen zur Folge haben, dass jede Pilzart eine ganz eigenartige Einwirkung auf die bewohnten Gewebe äussert. Unter den Holzpilzen lösen gewisse Arten zunächst nur Coniferin und Cellulose auf und lassen das Holzgummi fast unverändert (Hausschwamm u. s. w.), wogegen andere Arten zunächst das Gummi auflösen und verzehren, so dass das Holz wieder ganz in Cellulose umgewandelt wird, wie bei Behandlung mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure. In derselben Holzart, z. B. in der Eiche kennen wir mehr als zehn verschiedenartige Zersetzungsformen, die ebensoviele

Digitized by Google

verschiedene Fermentstoffe voraussetzen, welche von den Pilzarten erzeugt und in die Substanz der Zellwandungen ausgeschieden werden. Scheiden gleichzeitig zwei verschiedene Holzpilze ihre Fermente in denselben Holztheil aus, so entstehen wieder neue Zersetzungsarten, bei denen gewisse Fermente sich in ihren Wirkungen aufheben.

Behandelt man Protoplasma zuerst mit concentrirter Zuckerlösung und dann mit Schwefelsäure, so zeigt dasselbe eine rosenrothe Färbung. Lebendes Protoplasma besitzt die Fähigkeit, die Aufnahme von Farbstoffen von aussen in das Innere, sowie das Ausscheiden derselben nach aussen zu verhindern, während es in abgestorbenem Zustande aus der Karminlösung den rothen Farbstoff in sich aufspeichert.

Neben den Eiweissstoffen finden sich im Plasma noch mannigfache organische und anorganische Stoffverbindungen in gelöster, nicht organisirter und in organisirter Form vor, insbesondere die Producte seiner Thätigkeit. So enthält dasselbe Zucker, Gummi, fette Oele u. s. w., sowie die Aschenbestandtheile, welche die Pflanzennahrung ausmachen, und alle die Zellinhaltsstoffe, die weiterhin beschrieben werden sollen. Die organisirten Körper, ja wahrscheinlich selbst die Tropfen fetten Oeles gehen aus kleinen Körnchen „Kernstoffkörperchen“ hervor, die ihrerseits durch Anwachsen der kleinsten Granula entstanden sind. Der Wassergehalt des Protoplasmas kann demselben nur bis zu einem gewissen Grade entzogen werden, ohne die Zerstörung desselben zur Folge zu haben. Beim Trocknen und Gefrieren lebender Zellgewebe verändert sich desshalb die molekulare Zusammensetzung desselben und die Zelle stirbt ab.

Aus dem Vorstehenden geht hervor, dass auch dann, wenn der Wassergehalt des Protoplasmas ein verhältnissmässig grosser ist, dasselbe doch nicht als eine Flüssigkeit bezeichnet werden kann, vielmehr ist dasselbe in seiner Gestalt immer scharf begrenzt gegen aussen, zeigt dabei aber in seinem Innern sowie in der äusseren Gestalt die mannigfachsten Bewegungserscheinungen, gerade so, wie wir dies bei den einfachsten Zellen des Thierreiches, insbesondere den Infusorien, beobachten. In der That giebt es viele freie und wandungslose Zellen, an denen sich die Befähigung der Beweglichkeit und Gestaltsveränderung ebenso erkennen lässt,

Digitized by Google

wie bei den Thieren, so z. B. an den Spaltpilzen und den Schwärmsporen vieler Algen und Pilze, an denen sich selbst Protoplasmastränge (Cilien, Wimpern) finden, welche mit lebhaft schwingender Bewegung begabt, die Ortsveränderungen der Zellen vermitteln. Bei den Schleimpilzen, die zeitenweise nur aus Protoplasmaklümpchen bestehen, kriechen diese bei fortwährender Gestaltsveränderung mit ziemlicher Geschwindigkeit auf dem feuchten Substrat umher, erklettern selbst höhere Pflanzen oder andere Gegenstände.

In der Regel sind allerdings die Bewegungserscheinungen des Protoplasmas äusserlich nicht erkennbar, weil dasselbe im Innern fester Gehäuse eingeschlossen ist. Mehr oder weniger deutlich erkennt man dagegen an der lebhaft vegetirenden Zelle Bewegungserscheinungen innerhalb des eingeschlossenen Protoplasmakörpers in der Art, dass deutliche Strömungen von einem Theile der Zelle zum andern und insbesondere auch in den Plasmasträngen erfolgen, wie dies in Fig. 4 durch Pfeile angedeutet ist. Es giebt sich hierbei zu erkennen, dass die Stränge von begrenzenden Häuten eingeschlossen sind, da beim Passiren grösserer Körner in feinen Strängen diese oft stecken bleiben und dann plötzlich schnell fortgestossen werden. (Vallisneria, Elodea, Cucurbita und Tradescantiahaare, Cambialzellen der Kiefer, Fichte u. s. w.) Sehr oft erkennt man die Bewegungserscheinungen im Protoplasma nur nach längerer sorgfältiger Beobachtung der Lagerung einzelner Körnchen in demselben, insbesondere des Zellkernes, und der Chlorophyllkörner.

§ 4. Zellkern, Zellvermehrung und Zellhautbildung.

Ein niemals, oder doch nur bei den niedersten Organismen fehlender Bestandtheil des Protoplasmas ist der diesem chemisch verwandte Zellkern, Nucleus, der meist in der Einzahl, selten in der Mehrzahl in der Zelle auftritt. Wenn auch seine physiologische Bedeutung noch nicht klar erkannt ist, so müssen wir doch annehmen, dass derselbe von höchster Bedeutung für das Leben der Zelle ist. Wir wissen nur, dass bei den Processen der Zelltheilung die Substanz des Zellkernes zunächst in zwei Theile sich theilt, dass somit auch die dem Zellkern innewohnenden Eigenschaften sich dadurch von der Mutterzelle auf die Tochterzellen übertragen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass in der Substanz des

Digitized by Google

Zellkernes auch die Eigenschaften in einer uns noch unbekannten Form begründet sind, welche wir als die erblichen Anlagen der Organismen kennen und dass durch den auf fortgesetzter Theilung und Neubildung dieser Substanz beruhenden Vorgang die Uebertragung der erblichen Anlagen von den Eltern auf die Nachkommen zu Stande kommt.

Der Zellkern erscheint als ein rundlicher oder ovaler, linsen- oder halblinsenförmiger Körper, der im ruhenden Zustande, d. h. dann, wenn er nicht im Theilungsprocesse begriffen ist, von einer zarten Hüllhaut scharf begrenzt ist. Im Inneren desselben erkennt man in einer hyalinen Grundsubstanz, dem Kernplasma, meist sehr zahlreiche, oft dicht gedrängte Körnchen, die Granula, die aus

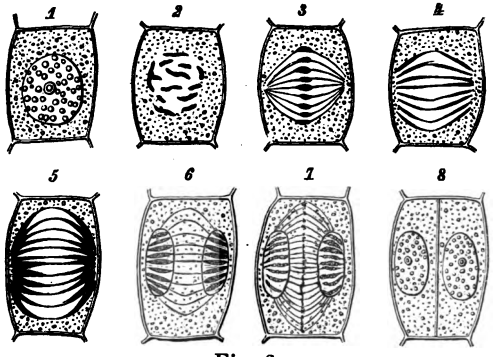


Fig. 6.

Zellkern und Zelltheilung an einer Spaltöffnungsmutterzelle (nach Strassburger).

Nuclein bestehen und endlich einen, selten zwei grössere Körper, die Kernkörperchen, Nucleoli (Fig. 6.) Sehr eigenartige Veränderungen gehen mit dem Zellkern vor, wenn sich derselbe zur Theilung anschickt, der dann in der Regel die Theilung der Zelle folgt. Nach Strassburger treten zunächst die Nucleinkörnchen zu längeren oder kürzeren hin und her gekrümmten Fäden zusammen, die Hüllhaut löst sich meist ganz auf, so dass die Kernfäden unmittelbar in dem Zellplasma liegen (2). Das Kernkörperchen verschwindet der Wahrnehmung und darf man wohl annehmen, dass sich dasselbe in zwei Nucleoli theilt, deren Substanz in die der Kernfäden eingehüllt wird, um später nach vollzogener Theilung als Kernkörperchen der Tochterzellkerne wieder bemerkbar zu werden. Die Nucleinfäden ordnen sich nun so, dass man an dem gleichsam

Digitized by Google

aufgelösten Zellkerne zwei Pole unterscheiden kann. Später ziehen sich die Nucleinfäden nach der Aequatorialzone zusammen, in welcher sie die „Kernplatte" bilden, die je nach dem Reichthum an Nuclein nur aus einer einfachen Schicht von Körnern, oder aus einer Schicht paralleler Stäbchen besteht (3). In anderen Fällen sind die Stäbchen der Kernplatte unregelmässig gekrümmt. Zu beiden Seiten der Kernplatte sind in der Regel feine Fasern sichtbar, welche aus Zellplasma gebildet von der Kernplatte zu den Polen und zwar zusammenhängend von Pol zu Pol verlaufen. In der Aequatorialzone erfolgt die Theilung der Nucleinkörper durch Einschnürung der Stäbchen oder durch Auseinanderrücken der Nucleinkörnchen zu den beiden Polen hin, wobei die Spindelfasern gleichsam die Bahnen bilden, auf denen das Nuclein zum Pole fortgleitet (4 u. 5). Während der Ausbildung der so entstehenden Tochterkerne findet eine Ernährung derselben aus dem Plasma der Mutterzelle statt, so dass diese zur Grösse der Mutterkerne heranwachsen können (6). Die Tochterkerne umgeben sich schliesslich mit einer Hüllhaut. Die Kernfäden zerfallen in die Granula und ein Nucleolus tritt zum Vorschein, wahrscheinlich hervorgegangen aus der Theilung des Kernkörperchens des Mutterzellkernes. In manchen Fällen scheint auch im ruhenden Zellkerne die Nucleinsubstanz ihre Fadengestalt zu bewahren und gleichsam ein Fadenknäul zu bilden. Die Spindelfasern zwischen den Tochterzellkernen erhalten sich wenigstens theilweise und betheiligen sich in der Folge an dem Zustandekommen der Zellhaut. Sie verlängern sich mit dem Auseinanderrücken der Zellkerne und zwischen ihnen entstehen aus dem Zellplasma neue Fäden. Genau in der Mitte der Zelle in der Aequatorialzone des Mutterzellkernes erfolgt nun die Zellhautbildung, mit welcher der Theilungsvorgang der Zelle seinen Abschluss findet (7). Von der Grösse des Lumens der Mutterzelle im Verhältniss zur Plasmamasse hängt es ab, ob entweder sofort eine Scheidewand durch den ganzen Raum der Mutterzelle entsteht, oder ob der Process der Zellhautwandung von der Mutterzellwandung aus beginnt und dann allmälig nach innen fortschreitet. In der Mitte zwischen den beiden Tochterzellkernen treten bei Beginn der Zellhautbildung äusserst kleine Körnchen in grosser Anzahl auf, die sehr wahrscheinlich aus der Umwandlung der im Protoplasma befindlichen kleinsten Elementarorganismen,

Digitized by Google

der Granulae, zu Cellulose- oder in manchen Fällen vielleicht zunächst zu Stärkekörnchen hervorgehen. Diese Cellulosekörnchen, auch als Mikrosomen bezeichnet, bilden sich aus den Plasmagranulis oft erst an Ort und Stelle, in anderen Fällen werden sie als solche auf den Verbindungsfäden dorthin geschafft. Jedenfalls darf man annehmen, dass die zur Bildung der Scheidewand dienenden Stoffe unter der Einwirkung der beiden Tochterzellkerne dorthin transportirt werden. Wenn dies aber der Fall ist und sogar die Zuwanderung der kleinsten Cellulosekörnchen von den Zellkernen aus zu der Scheidewand in manchen Fällen beobachtet worden ist, dann liegt doch auch der Gedanke nahe, dass die neu entstehende Wandschicht in ihrer Structur von Anfang nicht völlig einheitlich, sondern so gebaut ist, dass sie aus zwei innig untereinander verbundenen Lamellen besteht, die in der Folge sich nur dann von einander trennen, wenn durch Spannungsverhältnisse das Auseinanderreissen an den Intercellularräumen herbeigeführt wird. Die Trennung beider Lamellen erfolgt da, wo sie miteinander verbunden sind, leicht und wir werden unten bei der Besprechung der Zellwandschichten noch darauf hinweisen, dass auch an verholzter Wandung die sogenannte primäre Schicht sich leicht in zwei Lamellen zertheilen lässt.

Die so entstandene Zellhaut wird auch als primäre Zellwandung bezeichnet. Sie wächst in der Folge durch Intussusception. Der bisher herrschenden Ansicht, demnach in der Zellhaut nachträgliche Differenzirungen eintreten, die eine grössere oder geringere Anzahl von Schichtungen hervortreten lassen, an denen nicht nur chemische Verschiedenheiten zu erkennen sind, sondern auch die Molecularstructur, insbesondere die Streifungsrichtung grosse Abweichungen zeigt, steht eine ältere und in jüngster Zeit wieder allgemein zur Geltung kommende Anschauung entgegen, demnach die Zellhautbildung aus dem Protoplasmakörper sich wiederhole, indem eine Mehrzahl von Zellhautschichten aus derselben entstehe. Die insbesondere bei den Elementen des Holzkörpers so auffallend hervortretende spiralige Streifung der inneren Wandungsschichten, durch welche diese sich von der nicht gestreiften Primärwandung unterscheiden, kann nur unter der Einwirkung des Protoplasmas zu Stande gekommen sein, von dem aus die kleinsten organisirten Körperchen unter Umwandlung zu Cellulose ausgeschieden werden.

Digitized by Google

Dass eine Verdickung der Wandungsschichten auch durch den Process der Intussusception stattfindet, erscheint zweifellos und spricht zur Zeit noch alles dafür, dass die, wie es scheint nur durch ihren Wassergehalt verschiedenen Schichtungen der Stärkekörner, sowie der meist dicken secundären Wandung der Holzfasern nicht durch ein Wachsthum derselben durch Apposition, sondern durch Intussusception entstanden sind.

Der Process der Zelltheilung, der mit der Entstehung der Cellulosewandung in der Mitte der Mutterzelle abgeschlossen ist (Fig. 6. *s.*), wiederholt sich in jugendlichen Geweben in rascher Reihenfolge, nachdem die Tochterzellen in der Regel schnell zur Grösse der Mutterzelle herangewachsen sind, und auf diesem Theilungsprocesse beruht fast ausschliesslich die Vermehrung der Zellen im Pflanzenreiche. Nur als eine Modification des vorgeschilderten Zelltheilungsprocesses stellt sich der früher als freie Zellbildung bezeichnete Vorgang dar, bei welchem nach Beendigung der Zellkerntheilung nicht alsbald auch die Zellhaut entsteht, sondern der Theilungsprocess der Zellkerne sich längere Zeit fortsetzt, bis dann nach Ausbildung einer grossen Anzahl von Zellkernen ein jeder derselben sich mit einer Zellhaut umgiebt, die ausser den Zellkernen auch einen grossen Antheil des Protoplasmas der Mutterzelle einschliesst, ein Vorgang, der sich im Embryosack der Phanerogamen abspielt.

Es mag aber auch noch darauf hingewiesen werden, dass neue Zellen entstehen können durch die Vereinigung des Inhaltes zweier Zellen, d. h. durch Copulation oder durch Zellverjüngung, wobei der protoplasmatische Inhalt einer Zelle den Innenraum der Mutterzelle verlässt, um sich dann mit einer neuen Zellhaut zu versehen, oder durch Sprossung, einen Vorgang, der bei den niederen Pflanzen ein sehr verbreiteter ist. Die Zellhaut einer Mutterzelle wächst an einer oder mehreren Stellen zur einer Ausstülpung, in welche ein Theil des Protoplasmas der Mutterzelle hinübertritt, heran. Die dadurch neu entstandene Zelle trennt sich von der Mutterzelle, nachdem zuvor an der Basis eine Trennungswand entstanden ist, durch Spaltung dieser in zwei Lamellen.

Endlich ist auch noch die Zellbildung durch Spaltung, d. h. durch Einschnürung von aussen zu erwähnen. Es ist dies ein Vermehrungsprocess, der den niedersten Organismen besonders

Digitized by Google

eigenthümlich ist und auf dem ja auch die Vermehrung der Elementarorganismen im Protoplasma sowie der aus ihnen hervorgehenden kleinen organisirten Körper im Zellinnern beruht. Bei höher entwickelten Pflanzen tritt er nur äusserst selten auf, so bei den Gonidien von Nectria.

§ 5. Die Zellwandung.

Die Zellwand ist ein Bildungsproduct des Protoplasmas und entsteht in der S. 20 dargestellten Weise. Sie vergrössert sich mit dem Wachsthum der Zelle, wobei der Turgor derselben eine wesentliche Rolle spielt, indem in der elastisch ausgespannten Haut durch Intussusception neue Micelle zwischen den vorhandenen entstehen. Mit der Vergrösserung der Zellen finden gleichzeitig die mannigfachen Formveränderungen derselben statt, durch welche sie zu verschiedenen Lebensaufgaben geschickt gemacht werden. Eine Verdickung der Zellhaut erfolgt in der Regel erst dann, wenn das Flächenwachsthum ganz oder beinahe beendet ist. Auch dieses beruht wenigstens zum Theil auf Intussusception und wurde schon darauf hingewiesen, dass selbst das Auftreten mehr oder weniger heller Schichtungen in der Wand vielleicht nur auf einen verschiedenen Wassergehalt hindeutet und noch nicht zur Annahme der Verdickung durch Anlagerung einer Reihenfolge von Schichtungen aus dem Protoplasma nöthigt. Zu dieser Annahme werden wir aber genöthigt, wenn die Wandung eine Mehrzahl von Schichtungen erkennen lässt, die sich nicht sowohl durch ihren chemisch verschiedenen Charakter, der ja aus nachträglicher Stoffwandlung erklärt werden könnte, als vielmehr durch wesentliche Verschiedenheiten in der Molecularstructur von einander unterscheiden. Solche geben sich oft genug in der Aufsicht einer Zellwandung zu erkennen, welche spiralige Streifungen verschiedener Richtung und Steilheit zeigt, die nur aus einer Anordnung der kleinsten aus dem Protoplasmakörper stammenden Granula, welche die Zellwandschicht bildeten, erklärt werden können. Bei den Elementarorganen, welche der Leitung des Wassers im Holzkörper dienen, also den Gefässen, Tracheiden und Fasern ist die Streifung ganz allgemein, und wo sie im gesunden Zustande nicht zu erkennen ist, tritt sie bei gewissen Zersetzungszuständen, welche durch Holzpilze erzeugt werden, um so deutlicher hervor. Während die primäre Wandungs-

Digitized by Google

schicht auch im Zersetzungszustande keinerlei spiralige Structur erkennen lässt, ist diese bei der secundären Wandschicht deutlich ausgeprägt.

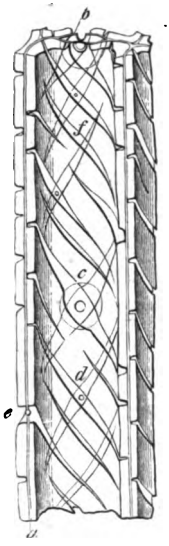


Fig. 7.

Tracheide von Pinus, durch Polyporus mollis zerstört. Die Cellulose ist extrahirt und die aus Holzgummi bestehende Substanz hat beim Trocknen spiralig verlaufende Schwindrisse bekommen. Die Primärwandung a b ist dabei nicht betheiligt. Die Spalten laufen über den Hoftipfel c und die Bohrlöcher d, sie treten aber auch in der Wandung an andern Stellen auf f.

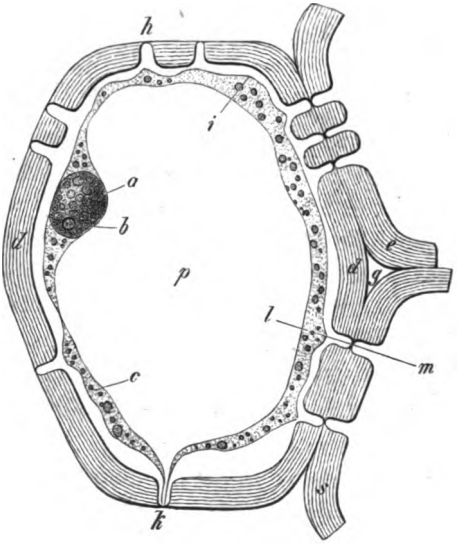


Fig. 8. Erklärung S. 12.

Sie äussert sich an Holzwandungen, welche Schwindung der Substanz erlitten haben, durch in spiraliger Richtung von rechts nach links aufsteigende Spalten. Fig. 7. Diese Richtung entspricht der Anschauung der Wandung vom Zellinnern aus, wogegen selbstverständlich die Spalten und Streifen von links nach rechts aufwärtssteigen, wenn man die Zellwand von der Aussenseite betrachtet.

Das Dickenwachsthum der Zellwand kann ein allseitig gleichmässiges oder ein örtlich gesteigertes sein, es kann sich darauf beschränken, dass es auf Kosten des Zelllumens erfolgt, oder in Verdickung der Aussenseite besteht, was natürlich nur an völlig oder doch einseitig freiliegenden Zellen z. B. der Epidermis, Pollenkörner, Sporen u. s. w. stattfinden kann.

Digitized by Google

Die am meisten verbreitete Verdickungsart der Zellwand ist diejenige, bei welcher nur eine Anzahl kleinerer oder grösserer Wandflächen sehr zarthäutig bleibt, alle anderen Theile sich gleichmässig verdicken. Die zarthäutigen Wandtheile werden Tipfel genannt. Sie dienen dazu, den Austausch des Wassers und der darin gelösten Stoffe von Zellraum zu Zellraum zu erleichtern und zu ermöglichen. Die zartbleibende Stelle der Wandung wird als Schliesshaut bezeichnet, ist elastisch und bei lebenden Zellen wahrscheinlich meist so porös, dass zarte Protoplasmaverbindungen durch sie hindurchgehen. Bei Contractionen des Protoplasmas löst sich diese deshalb sehr oft nicht von der Schliesshaut der Tipfel, ab. Fig. 8 k.

Die Aufgabe der Tipfel kann natürlich nur dadurch in befriedigender Weise gelöst werden, dass die Wandungen benachbarter Zellen genau an derselben Stelle verdünnt bleiben und dadurch eine Correspondenz der Tipfel entsteht. Fig. 8 l, m.

Zellen, die dem Processe des Stoffwechsels dienen, zeigen in der Regel nach allen Seiten Tipfel, wodurch ein ausgiebiger Stoffaustausch zwischen den Nachbarzellen ermöglicht wird. Auch bei den nur der Wasserleitung dienenden Organen des Holzkörpers stehen die Tipfel oft auf allen Seitenwänden, so z. B. bei den Laubholzfasern, wogegen bei den Nadelholzbäumen nur die Radialwände Tipfel zeigen, so dass das Wasser zwar leicht in peripherischer Richtung, sehr schwer aber in tangentialer Richtung sich zu bewegen vermag. Fig. 9. 2. Da in Folge dessen das Cambium im Frühjahre leicht Noth leiden würde, zeigen die letzten Holzfasern im Jahresringe auch auf den Tangentialwänden zahlreiche kleine Tipfel, durch welche dasselbe mit Wasser versorgt wird. Bei der Kiefer fehlen jene Tipfel, und muss der Wasserbedarf des Cambiummantels allein durch die zahlreichen wasserleitenden Tracheiden der Markstrahlen befriedigt werden.

Die Gestalt der Tipfel ist mannigfach verschieden. Die Zellen, welche nicht der Saftleitung dienen, besitzen meistens einfache, d. h. solche Tipfel, welche in allen Theilen der Wand einen gleichen Durchschnitt zeigen. Fig. 8 h und l m. Dieser kann kreisrund, oval, augenförmig, spaltenförmig oder langgestreckt-linienförmig sein. Die der Wasserleitung dienenden Organe sind meistentheils gehöft. Hoftipfel Fig. 10 sind dadurch ausgezeichnet, dass der Tipfelkanal sich nach aussen zu einem halblinsenförmigen

Digitized by Google

Raume, dem Hofraume erweitert, der von dem entsprechenden Hofraume des Correspondenztipfels durch die Schliesshaut getrennt ist. Es entsteht so in der Aufsicht ein grösserer Kreis, nämlich die Grenze des Hofraumes, und gleichzeitig sieht man die Umgrenzung des engeren Tipfelkanals, dessen Gestalt verschieden, d. h. kreisrund (b), oval (c) oder spaltenförmig (a) sein kann. Ist die Gestalt eine ovale oder spaltenförmige, dann erkennt man bei

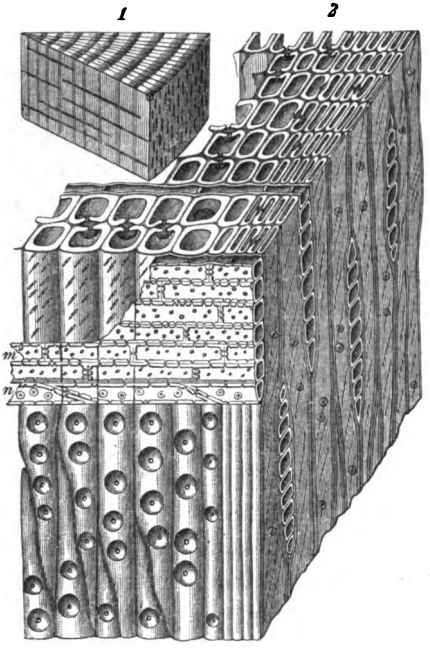


Fig. 9.

Ein Stück Fichtenholz, körperlich dargestellt. 1 nat. Grösse. 2 ein Theil 100 mal vergrössert.

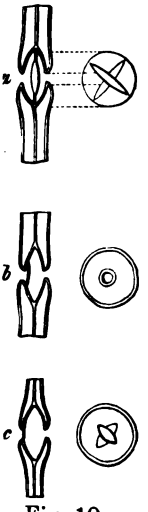


Fig. 10.

Hoftipfel im Querschnitt und in der Aufsicht. a Tipfel mit spaltenförmigem Kanal und stark verdickter Schliesshautplatte. b Tipfel mit rundem Kanal. Die Schliesshaut hat sich der einen Wand des Hofraumes angelegt, ist aber mit derselben nicht ganz verwachsen. c Tipfel mit ovalem Kanal. Die Schliesshaut ist ganz mit der einen Wand des Hofraums verwachsen und schliesst den letzteren an der Tipfelkanalöffnung ab.

gewissen Einstellungen des Mikroskopes, bei denen man gleichzeitig den correspondirenden Tipfelkanal der Nachbarzellwandung sieht, eine Kreuzung der Tipfelkanäle. Stets läuft der spaltenförmige Kanal, vom Zelllumen aus gesehen, von rechts nach links aufsteigend, d. h. in derselben Richtung, in welcher auch die feinsten Theile der secundären Wandung angeordnet sind. Sieht man nun den Tipfelkanal der

Digitized by Google

Nachbarwandung von der entgegengesetzten Seite, so muss diese in der Richtung von links nach rechts aufsteigend erscheinen. Je nachdem man das Mikroskop verschieden einstellt, sieht man nur den Spalt der oberen, oder nur der unteren Wandungshälfte oder beide zugleich, scheinbar sich durchkreuzend.

Die Schliesshaut des Hoftipfels ist von Anfang an genau in der Mitte des Linsenraumes ausgespannt und zeigt eine mehr oder weniger stark verdickte Platte (Torus), die durch eine äusserst zarte Haut mit der Primärwandung der Zelle in Verbindung steht. Es entsteht dadurch eine Art von Klappenventil, welches bei der Wasserströmung von Zellraum zu Zellraum von Bedeutung sein dürfte. Wir werden sehen, dass bei der Hebung des Wassers Luftdruckdifferenzen zwischen der Zellluft von Nachbarorganen eine wichtige Rolle spielen. Ein höherer Luftdruck in einer Zelle presst das Wasser gegen die Schliesshaut mit ihrer Scheibe. Letztere lässt kein Wasser hindurch, wohl aber die zarte Haut an ihrem Rande, welche elastisch ausgedehnt wird, dadurch ihre Porosität steigert und zum schnell functionirenden Filter wird. Bei höherem Drucke bestände die Gefahr, dass die Schliesshaut, wenn sie durchweg so zart wäre, wie der Rand derselben, vor dem offenen Tipfelkanal zerreissen könnte. Hiergegen schützt nun wiederum die verdickte Platte. Hat die Expansion der Schliesshaut bis zu dem Grade stattgefunden, dass die Scheibe gegen den Tipfelkanal sich legt, so ist eine weitere Ausdehnung unmöglich geworden und kann somit ein Zerreissen der Schliesshaut nicht stattfinden. Sehr oft ist die Möglichkeit des Wasserströmens durch den Tipfelkanal auch in diesem Falle noch gegeben, indem Platte und Wandung des Hofraumes nicht glatt aufeinanderliegen, sondern radiale Furchen zwischen beiden dem Wasser das Durchfliessen ermöglichen.

Bei den Tracheiden der Nadelholzbäume, Fig. 10 b u. c, ist meistens die Schliesshaut in der Mitte nur schwach verdickt und legt sich der einen oder anderen Hofraumwandung fest an, mit dieser auch innig verwachsend. Es erscheint dadurch der Linsenraum auf der einen Seite offen, auf der andern durch eine Schliesshaut gegen den Kanal geschlossen. Der Hofraum zeigt in der Aufsicht in der Regel mehr oder weniger deutlich eine doppelte Umgrenzung, welche die fast nur aus Kalk bestehende, den Hofraum begren-

Digitized by Google

zende ringförmige Partie der hier etwas verdickten primären Zellwand andeutet.

Es ist sehr lange Zeit behauptet, dass der Hoftipfel eine offene Verbindung des Zellraumes der Nachbarzellen sei, bis Th. Hartig seine Behauptung des einseitigen Verschlusses dadurch zur Anerkennung brachte, dass er körnige Karminlösung gewaltsam in die Hirnfläche von Nadelholz einpresste, wodurch er die in Fig. 11 und 12 dargestellten Bilder erhielt.

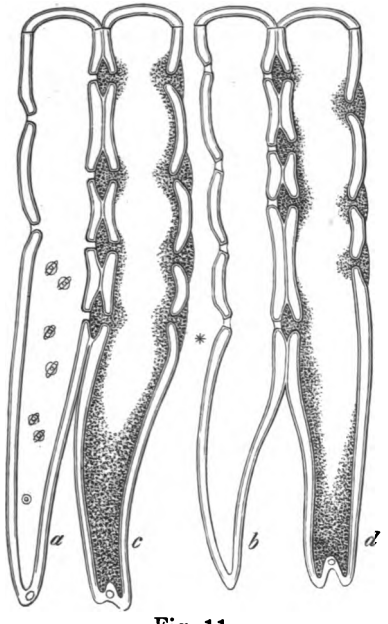


Fig. 11.

Der in die geöffneten Fasern c und d eingepresste Karmin ist von diesen aus zwar in die Tipfelräume, nicht aber in die Nachbarfasern a und b eingedrungen. T. H.

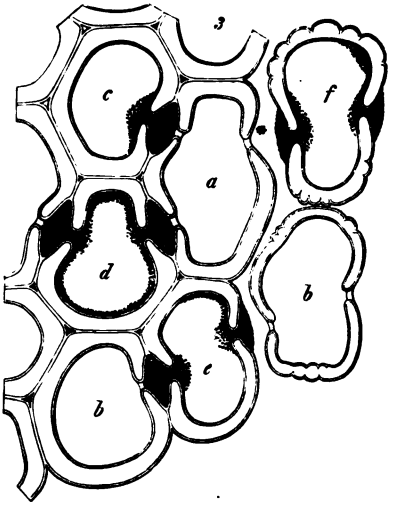


Fig. 12.

Dasselbe Object im Querschnitte. Karmin ist hier nur in die durchschnittenen Organe c d e und f eingedrungen. T. H.

Kommt es im Organismus der Pflanze darauf an, dass der Saftaustausch sehr schnell und leicht von Statten geht, im Innern des Organs sich zugleich sehr verdünnte Luft befinden kann, ohne dass die zarte Zellhaut durch die Umgebung zusammengedrückt wird, dann bildet sich eine ringförmige, spiralige oder netzförmige Wandverdickung aus. Zumal bei den Ringgefässen ist oft der weitaus grösste Theil der Wandung äusserst zart, die Ringe bilden,

Digitized by Google

wie auch die Spiralen, nur das mechanische Mittel, die zarte Haut im gespannten Zustande zu erhalten, wie die Speichen des Regenschirmes den Stoff desselben ausgespannt erhalten. Man findet solche Wandverdickungen fast ausschliesslich da, wo es darauf ankommt, aus parenchymatischen Gewebsmassen mit Leichtigkeit durch grosse Berührungsflächen Wasser aufzunehmen, oder solches an diese abzugeben, nämlich in den an das Wurzelparenchym angrenzenden ersten Leitungsorganen der

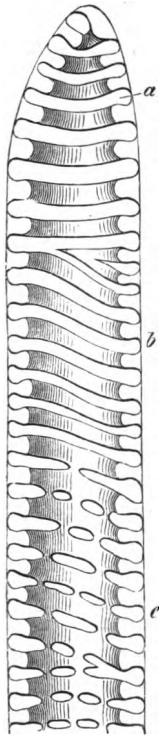


Fig. 13.

Schematische Darstellung einer Spiralfaserwandung, um den Uebergang vom Ringgefäss (a) zum Spiralgefäss (b) und zum Tipfelgefäss (c) zu veranschaulichen (Th. H.).

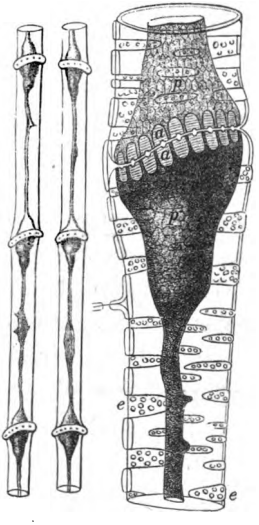


Fig. 14.

Siebröhren aus Ahorn. a bei 150fach. Vergröss. b Siebplatte in 400fach. Vergröss. bei a Callussubstanz bei p Protoplasmahülle im Eiweissschleim (T. H.).

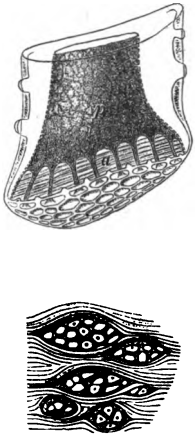


Fig. 15.

Siebplatte aus einer Siebröhre. Das Protoplasma durchdringt die aus Callus bestehende Wandschicht und das von unten sichtbare Cellulosesieb. Darunter Aussicht auf die siebförmige Tipfelung der Seitenwandung (T. H.).

Wurzelspitze und in den letzten Verzweigungen der Blattnerven und Vegetationsspitzen. Im später entstehenden, secundären Holze entstehen sie nicht wieder, finden sich naturgemäss in den älteren Axengebilden nahe der Markröhre, wenn sie auch dort der Wasserleitung, wie alle älteren Holztheile, nicht mehr dienstbar sind.

Digitized by Google

Eine vierte Gruppe von Wandverdünnungen wird als Siebtipfel bezeichnet. Fig. 14 u. 15. Bei ihnen handelt es sich eigentlich nicht mehr um ein Dünnbleiben der Zellhaut, sondern um örtliche Resorption der ursprünglich vorhandenen Zellhaut, um wirkliche Durchbrechungen, die in denjenigen Organen nothwendig sind, welche der Leitung von Eiweissstoffen dienen. Letztere sind bekanntlich nicht diffusionsfähig, würden mithin immer zuvor Umwandlungen in Asparagin u. dgl. erleiden müssen, wenn sie aus einer Zelle zur andern gelangen wollen. Ausgiebige Wanderung von Eiweiss kann nur stattfinden, wenn die leitenden Organe Gefässe, d. h. ihre Scheidewände durchbrochen sind. Diese Durchbrechungen treten auf den Querwänden als Siebplatten, auf den Längswänden als Siebfelder auf. Die Siebplatten entstehen aus einem anfänglich homogenen Wandtipfel dadurch, dass an vielen Punkten die Cellulose in eine leicht quellbare, als Callus bezeichnete Substanz umgewandelt wird. In den Callustipfeln, welche durch netzförmig angeordnete Streifen von unveränderter Cellulose getrennt bleiben, entstehen später durch Auflösung die Siebporen. Die Callussubstanz kleidet nicht allein die Wandungen der Siebporen aus, sondern bedeckt auch die Oberfläche des Cellulosesiebes, so dass die Cellulosebalken allseitig von einer Callusschicht bekleidet sind. An älteren Siebröhren sowie während des Winters zeigt sich die Callusmasse bedeutend gequollen, und sind in diesem Zustande die Siebporen vollständig geschlossen.

Eine Resorption der Querwände übereinander stehender Organe hat bei den Gefässen des Holzkörpers, sowie bei gefässartigen Organen in den Strängen des Hausschwammes, sowie in den Zellwänden der äusseren Zellschichten der Torfmoose (Sphagnum) stattgefunden und zwar dienen solche wirkliche Poren dem schnelleren Eindringen des Wassers oder anderer Stoffe in die Zellen oder Glieder der Gefässe und gefässartigen Organe.

Es treten ausser den genannten Wandverdickungen ausnahmsweise auch noch andere Verdickungsformen auf, so z. B. spiralig verlaufende Einfaltungen der tertiären Wandung bei manchen Gefässen und Tracheiden (Taxus, Pseudotsuja, Tilia), die gewissen Pflanzengruppen charakteristischen Cystolithen (Ficus, die Zellstoffbalken, welche von Wand zu Wand das Lumen der Tracheiden einiger Nadelholzbäume durchziehen etc.

Digitized by Google

Die Zellwand besteht anfänglich stets aus Cellulose, deren Zusammensetzung $C_6H_{10}O_5$ ist und die bei ihrer nahen Verwandtschaft mit Stärkemehl und Dextrose leicht aus diesen gebildet werden kann; sie zeigt eine grosse Resistenz gegen die verschiedenartigsten Lösungsmittel und ist nur in concentrirter Schwefelsäure, in Kupferoxydammoniak oder unter der Einwirkung verschiedener Fermente löslich. Unter diesen sind nicht allein verschiedenartige, auflösende Pilzfermente, sondern auch bei der Keimung der Samen auftretende Fermente bemerkenswerth. Die als Reservestoff in manchen Sämereien dienenden stark verdickten Zellwände zeigen eine Cellulose, die als Amyloid bezeichnet wird, weil sie ähnlich, wie die Stärkekörner, durch Jod blau gefärbt und durch heisses Wasser zum Quellen gebracht wird. Die Cellulose ist sehr fest und elastisch und zeigt ein specifisches Gewicht von 1,707, ist also bedeutend schwerer als Holzsubstanz, dabei ist sie völlig farblos, wird aber bei Behandlung mit Chlorzinkjod oder mit Schwefelsäure und Jod blau gefärbt. Ihre Quellungsfähigkeit ist unter Aufnahme von Wasser sehr verschieden. In Form sehr kleiner Körnchen, die aber unter Umständen, nämlich bei gewissen Zersetzungszuständen, unter starken Vergrösserungen deutlich sichtbar werden, tritt in der Zellwand oxalsaurer Kalk auf. Schon die starke Lichtbrechung derselben spricht dafür, dass dieselben mit Krystallflächen versehen sind. Unter der Einwirkung von Pilzhyphen, welche der Wandung anliegen, werden dieselben aufgelöst, gerade so wie Wurzelhaare den kohlensauren Kalk in löslichen, doppelt kohlensauren Kalk verwandeln und auflösen. Die Kalkkörnchen sind örtlich dichter gelagert, so z. B. in der Peripherie des Hofraumes des Nadelholztipfels. Fig. 16 a a.

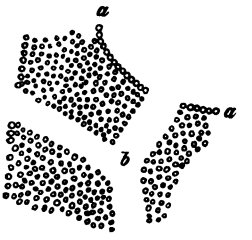


Fig. 16.

Aschenbestandtheile der Zellwand einer Nadelholztracheide, im stark zersetzten Zustande sichtbar werdend. Bei a a in der Umfassung eines Hofraumes sind die Körner dichter und grösser. Bei b sind sie unter der Einwirkung von Pilzhyphen aufgelöst und verschwunden ($^{1500}/_{1}$).

Bei vielen Zellen, z. B. dem Parenchym der Rinde, den meisten Organen der Innenrinde, bleibt die Zellhaut Cellulose, andere Gewebstheile lassen aber oft sehr wesentliche chemische Veränderungen in ihren Zellwänden erkennen.

Digitized by Google

1. Die Verholzung.

Alle Organe des Holzkörpers, aber auch in manchen Fällen gewisse Zellen der Innenrinde lassen eine nachträgliche Veränderung ihrer Zellwand erkennen, die als Verholzung bezeichnet wird.

Im cambialen Zustande aus Cellulose bestehend, lassen die Wandungen beim Uebergange in den Zustand des fertigen Holzes, welches Splint genannt wird, bei gleichzeitiger Verdickung drei Hauptschichten erkennen, die wir schon als primäre, secundäre und tertiäre Wandschicht unterschieden haben und von denen wir wissen, dass die primäre Zellschicht keinerlei spiralige Streifung erkennen lässt, wie solche der secundären Zellwandschicht eigenthümlich ist. Diese drei Schichten lassen mancherlei Verschiedenheiten auch in der chemischen Zusammensetzung erkennen. Der Process der Verholzung besteht darin, dass aus dem Protoplasmakörper der noch lebenden Zellen gewisse Stoffe zwischen die Cellulosemicelle der Wandung treten und diese nicht allein verdicken, sondern ihr auch einen veränderten chemischen und physikalischen Charakter geben. Diese Stoffe werden als incrustirende Substanzen, auch als Lignin bezeichnet und bestehen aus Holzgummi, Coniferin, Vanillin, Gerbstoffen u. s. w. In der Zellwand kommen auch die im Imbibitionswasser gelösten Stoffe z. B. Zucker in Spuren vor. Ob in der verholzten Wandung der fertigen, abgestorbenen Holzfasern wirklich Stickstoff in Spuren sich findet, oder ob dieser aus dem Inhalte der parenchymatischen Zellen des Holzes stammt, dürfte noch sorgfältiger festzustellen sein.

Der Gehalt der Zellwand an diesen Stoffen ist ein schwankender und nach Holzart verschieden. Beim Rothbuchenholze liess sich nachweisen, dass etwa 50% der Wandung aus Cellulose, etwa 25 % aus Holzgummi bestand, und die übrigen 25 % auf andere Stoffe, darunter etwa $1^1/_2$ % auf Asche kommen. Als Reagenz auf Coniferin wird Betupfen mit Phenolsalzsäure und Einwirkung des Sonnenlichtes benutzt, worauf Grünfärbung eintritt. Die gebräuchlichsten Reagentien auf Vanillin sind Phloroglucin und Salzsäure (Rothfärbung) und schwefelsaures Anilin (Gelbfärbung).

Die gebräuchlichen Reagentien auf Gerbstoffe, bestehend in Eisenchloridlösung oder doppelt chromsaurem Kali, lassen zwar die Gegenwart des Tannins im Zellinhalt, oft, aber nicht immer, auch

Digitized by Google

in der Zellwand erkennen. Gesundes Fichten- und Kiefernholz reagirt nicht darauf, wohl aber tritt lebhafte Reaction ein, wenn die Structur der Holzwandung unter Einwirkung des Hausschwammfermentes gelockert ist. Jene Reagentien scheinen in die gesunde Wandung der Nadelholzfaser nicht eindringen zu können. Ob der Gehalt der Zellwand an oxydirtem Gerbstoff mit der Dauer des Holzes in Beziehung steht, dürfte weiter zu untersuchen sein. Da Eichen, Fichten, Kiefern u. s. w. sehr reich daran sind, die Holzwandung der Rothbuche dagegen fast frei von Gerbstoff ist, erscheint der obige Gedanke berechtigt.

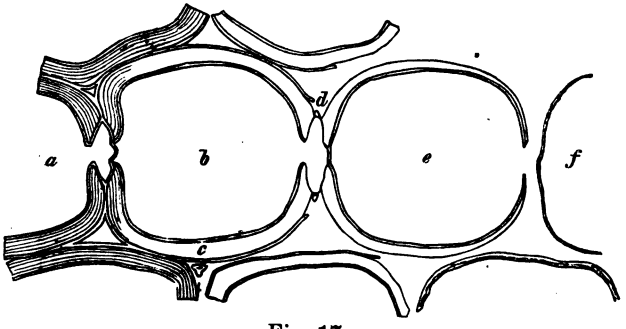


Fig. 17.
Querschnitt durch Kiefernholztracheiden in der Auflösung durch Trametes Pini $^{100}/_{1}$.

Die drei Schichten der Zellwand sind verschieden stark verholzt und zeigen dementsprechend ganz verschiedene Eigenschaften.

Die primäre Schicht ist am meisten verholzt und sehr oft auch verkorkt, sie zeigt nur verhältnissmässig wenig Cellulose. Behandelt man Holz mit Reagentien, welche die incrustirenden Substanzen auflösen und die Cellulose nicht angreifen, also mit kochender Schulze'scher Flüssigkeit (chlorsaurem Kali und Salpetersäure), dann wird die primäre Zellhaut fast völlig aufgelöst, die Elemente zerfallen und es bleibt nur die farblose Cellulose der secundären und tertiären Wandung übrig, nachdem auch aus diesen das Lignin ausgezogen worden ist. Ebenso verschonen viele Holzpilze, welche zunächst das Lignin auflösen, die Cellulose am längsten.

Fig. 17 zeigt den Auflösungsprocess der Kiefernholztracheiden im Querschnitt, wie solcher durch Trametes Pini hervorgerufen

Digitized by Google

wird. Bei a ist der normale Zustand, in welchem die drei verholzten Wandschichten und die Schichtung der secundären Wand angedeutet ist. Die Auflösung der incrustirenden Substanzen hat in b zunächst die Spaltung der primären, für gewöhnlich einfach erscheinenden Hautschicht in zwei Lamellen zur Folge, so dass die Elementarorgane auseinanderfallen.

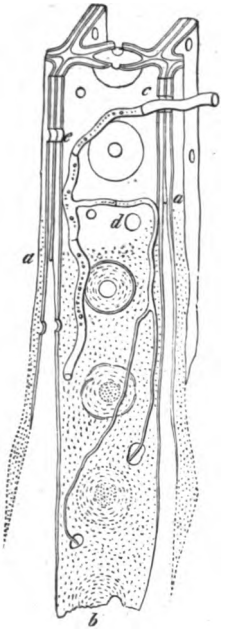


Fig. 18.

Kieferntracheide in der Zersetzung. Die Primärwandung reicht von oben bis a, während die allmälig immer feiner werdende secundäre und tertiäre Wandung bei b die Aschenkörnchen deutlich zeigt. Bei c durchdringt ein Pilzfaden die Wandung und bei d ist ein Pilzbohrloch zu sehen.

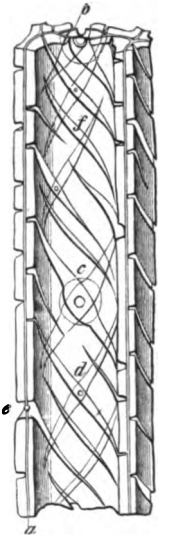


Fig. 19.

Kiefernholztracheide, aus welcher durch Polyporus mollis fast alle Cellulose ausgesogen ist. (cf. Fig. 7.)

Die in den Intercellularräumen befindliche Ausfüllungssubstanz unterhalb c und der aus Kalk bestehende Ring in der Umgebung des Hofraumes (d) erhalten sich längere Zeit. Schon auf der rechten Seite der Zelle b besteht dieselbe nur noch aus Cellulose, was dadurch markirt ist, dass die Schichtungen nicht mehr gezeichnet worden sind, obgleich sie erhalten bleiben. Bei e verschwindet zunächst die primäre Hautschicht, in der nach Auflösung des Holzgummi offenbar die Cellulosemicelle sehr locker

Digitized by Google

neben einander stehen. Dann erfolgt nach f hin die Auflösung auch der secundären und tertiären Schicht, in der endlich die Aschenbestandtheile als feine Körnelung hervortreten.

In Fig. 18 ist die Längsansicht einer solchen Tracheide mit den Pilzfäden und den durch sie erzeugten Bohrlöchern der Wandung gezeichnet.

Behandelt man dagegen Holz mit einer Substanz, welche die Cellulose auflöst, z. B. mit Schwefelsäure, dann bleibt die primäre Wand fast unverändert. Die secundäre Wand dagegen wird zum Quellen gebracht und später in Zucker und Gummi verwandelt. Wird Holz durch solche Pilze zersetzt, welche zunächst die Cellulose auflösen und verzehren, dagegen das Holzgummi zurücklassen, dann sieht man kaum irgend eine Veränderung der nur wenig Cellulose führenden primären Wandschicht (Fig. 19 a), wogegen die secundäre Wandung in dem Grade zusammenschrumpft, dass sie grosse und zahlreiche Schwindrisse bekommt, die, entsprechend der Molecularstructur derselben, eine spiralige Richtung anzunehmen pflegen. (Man vergleiche auch Seite 23).

Sehr verschiedenartig ist die tertiäre Wandschicht, welche das Lumen der Zelle begrenzt. Oft besteht sie aus reiner Cellulose, oder sie ist der secundären Wandung gleich, oder sie hat endlich den chemischen Charakter der primären Wandung und ist etwas cuticularisirt.

Es giebt Holzarten, die so wenig verholzt sind, dass bei Behandlung mit Chlorzinkjod eine tiefblaue Reaction eintritt, also die Cellulose noch ihre charakteristische Reaction zeigt, so z. B. bei Pinus strobus. Das Lignin ist eine sehr kohlenstoffreiche Substanz und zeigt

55,6 % C
38,6 % O
5,8 % H,

und somit steigert sich durch die Mischung von Cellulose und Lignin auch der Kohlenstoffgehalt der Holzwandung.

Tannenholz zeigt

50,95 % C
42,21 % O
5,91 % H
0,93 % Asche;

Digitized by Google

Eichenholz

48,80 % C
44,88 % O
5,42 % H
0,90 % Asche.

Mit dem Verholzungsprocesse vermindert sich das specifische Gewicht der Zellwandung und beträgt nur 1,56 und zwar übereinstimmend bei einer grossen Reihe von Holzarten. Nur sehr harzreiches Holz zeigte 1,52. Bestehen also auch gewiss kleine Verschiedenheiten je nach dem Grade der Verholzung, so schwanken dieselben doch nur innerhalb enger Grenzen und darf im Allgemeinen angenommen werden, dass die Holzwandungssubstanz um so schwerer sei, je weniger sie verholzt ist.

Mit der Verholzung steigern sich aber manche technisch werthvolle Eigenschaften, insbesondere die Härte.

Die Quellungsfähigkeit und Wasseraufnahmefähigkeit dagegen vermindern sich und zwar, wie schon Seite 4 gezeigt wurde, auf $^1/_2$ des Trockenvolumens.

Bezüglich des Verholzungsprocesses ist noch hervorzuheben, dass derselbe naturgemäss mit dem Verluste des Protoplasmakörpers, also im Laufe des Entstehungsjahres des Jahrringes seinen Abschluss erreicht.

Das specifische Gewicht des Holzes hängt ab von dem Verhältniss, in welchem Wandungssubstanz und Zellraum innerhalb eines Holzstückes zu einander stehen, nicht aber oder nur in äusserst beschränktem Grade von der Verholzung. Diese ist auch, soweit unsere Kenntnisse reichen, völlig unabhängig von der Art der Erziehung der Bäume im freien oder gedrängten Stande, unabhängig von der Güte des Bodens, des Klimas u.s.w. was mit Rücksicht auf gegentheilige Anschauungen in der forstlichen Litteratur betont werden muss.

2. Die Verkernung.

Es giebt zahlreiche Holzarten, deren Holz sich nicht mehr wesentlich verändert, wenn der im ersten Jahre stattfindende Verholzungsprocess beendet ist. Das Holz wird Splintholz genannt und die einzige erkennbare Veränderung, welche das Holz z. B. der Tanne, Fichte u. s. w. erleidet, besteht im allmäligen Verluste

Digitized by Google

der Wasserleitungsfähigkeit, die wahrscheinlich mit der Ansammlung von Luft in den Leitungsorganen in Beziehung steht.

Bei sehr vielen Holzarten tritt früher oder später eine weitere, als Verkernung bezeichnete Veränderung hervor, die in einer Ablagerung von Stoffen theils in der Wandungssubstanz selbst, theils im Lumen der Organe besteht. Man hat irrthümlicher Weise die Verkernung als ein erstes Stadium beginnender Zersetzung bezeichnet, während sie thatsächlich in einer Ablagerung umgewandelter Reservestoffe besteht, welche aus den lebensthätigen Zellen des Holzes stammend, in alle Theile des Holzes eindringen.

Das Holz wird dadurch schwerer, also substanzreicher, härter, dauerhafter und in den meisten Fällen auch dunkler gefärbt, wie das Splintholz.

Einige Holzarten, z. B. die Kiefern, zeigen im frischen Zustande und noch längere Zeit nach der Fällung keine Verschiedenheit in der Farbe des Splintes und Kernes, erst nach dem Trockenwerden färbt sich der Kern rothbraun.

Die Stoffe, welche sich bei der Kernholzbildung in den parenchymatischen Zellen der Markstrahlen und des Strangparenchyms bilden, die Wandungen aller Elemente durchdringen und sich auch in dem Innern der Zellen ablagern, sind nach Holzart sehr verschieden. Mancherlei auch in der Technik benutzte Farbstoffe, verschiedene Harze, besonders aber Holzgummi und Gerbstoffe sind sehr verbreitet. Bei der Eiche besteht die Verkernung vorzugsweise in einer Ablagerung und höheren Oxydation von Gerbstoffen, und da die oxydirten und dabei unlöslich werdenden Gerbstoffe eine braune Färbung besitzen, erscheint das Kernholz der Eiche und vieler anderer Baumarten braun. Durch die Verkernung vermehrt sich die Substanz des Eichensplintholzes um mindestens 6%. Dabei ist noch bemerkenswerth, dass die Fähigkeit des Holzes, beim Trocknen zu schwinden, bedeutend verringert wird. Während 100 Volumina Eichenholz im Splintzustande um 14,6% schwinden, beträgt dies beim Kernholz nur 10,7%. Offenbar beruht dies darauf, dass die in die Micellarinterstitien der Zellwände eingedrungenen Gerbstoffmoleküle das Schwinden beeinträchtigen.

Dass bei der Verkernung der Laubholzbäume noch gewisse andere Lebensvorgänge, bestehend in der Füllzellbildung der Gefässe, stattfinden, wird erst später erörtert werden können.

Digitized by Google

3. Die Verharzung.

Bei vielen Nadelhölzern bildet sich im Holzkörper in eigens dazu bestimmten Organen, nämlich in Parenchymzellen, die in der Umgebung von Kanälen stehen, Terpentinöl mit Harz. Dieses Secret bleibt entweder in den Zellen, in denen es entstanden, oder es wird in Intercellularräume ausgeschieden. Zuweilen bilden sich sogar grosse Harzgallen im Holze, die von harzbildenden Zellen umgeben sind. Wenn das Holz trocknet, wird das Harz theilweise ein Bestandtheil der Wandungen, nachdem diese ihr Wasser verloren haben; aber auch am lebenden Baume, insbesondere bei den Kiefern wandert das Harz vom Orte der Entstehung und zwar zunächst durch Vermittlung der Harzkanäle nach bestimmten Theilen des Baumes, wo es sich in so grosser Menge ansammelt, dass das Holz völlig in Kien verwandelt wird. In diesem ist der Inhalt aller Organe fast völlig mit Harz erfüllt, Luft und Wasser ganz oder fast ganz verdrängt. Die Wandungen selbst sind völlig davon imprägnirt und lassen Holzscheite von Fingersdicke Lichtstrahlen recht gut durch sich hindurchgehen. Im unteren Theile aller Bäume ist der Kern oft sehr stark verkient. Neben dieser Ansammlung von Harz, die auch an alten Stöcken erfolgt, wo die Splintschichten verfaulen, giebt es eine Verharzung pathologischer Natur, die unter der Einwirkung von Pilzvegetation stattfindet und hier nicht zu erörtern ist.

4. Die Verkorkung und Cuticularisirung.

Diejenigen Zellen der Pflanze, welche mit der Aussenluft in Berührung treten oder überhaupt dem Schutze der inneren Gewebe gegen das Vertrocknen u. s. w. dienen sollen, zeigen eine nachträgliche Veränderung, welche als Verkorkung bezeichnet wird. Die Aussenwand der Oberhautzellen, die Korkzellen der Korkhaut, die die Borke durchsetzenden Korkschichten u. s. w., auch oft die primäre Wandschicht der Holzzellen zeigt eine Einlagerung von Cutin und Suberin oder Korkstoff. Diese sehr nahe verwandten Stoffe, welche vollkommen verbrennliche, stickstofffreie Kohlenstoffverbindungen mit sehr viel Kohlenstoff sind, zeigen gewisse Eigenschaften, welche sie sehr geeignet machen, die von ihnen imprägnirten Organe zu vortrefflichen Schutzgeweben umzugestalten. Sie

Digitized by Google

sind unangreifbar für Mineralsäuren, für Alkohol, Aether, völlig ungeniessbar für Pilze, können aber durch kochende Kalilösung oder durch Schulze'sche Mischung extrahirt werden. Jod färbt sie gelb oder braun, Anilinfarbstoffe werden lebhaft aufgenommen.

Chromsäure lässt verkorkte Wandungen scharf und deutlich hervortreten, während nicht verkorkte Wandungen allmälig ganz verschwinden. Cutin und Suberin bewirken durch ihren Kohlenstoffreichthum, dass Korkgewebe z. B. von Quercus Suber

66,8% C
22,8 „ O
8,5 „ H
1,9 „ N

enthalten. Der Stickstoff entstammt dem Zellinhalte.

Das Cutin oder Suberin durchdringt nicht die ganze Wandung der Korkzellen, sondern die primäre Zellhaut bleibt in der Regel frei davon und ist nur verholzt. Dagegen sind die secundären Wandschichten verkorkt, während die innerste Schicht entweder auch nur verholzt ist oder nur aus Cellulose besteht. Verkorkte Zellen sind nicht allein ein Schutz gegen die verschiedenartigsten Angriffe von aussen, sondern gewähren vor Allem auch einen Schutz gegen Vertrocknen und gegen Hitze, da sie für Wasser undurchlässig und sehr schlechte Wärmeleiter sind. Sie werden hierzu noch dadurch geeigneter, dass in ihnen sehr oft noch Wachs und andere Fette enthalten sind.

5. Einlagerung unverbrennlicher Stoffe.

Schon im jugendlichsten Zustande der Zellhaut werden kleinste Körnchen von Kalk, selten auch von Kieselerde in dieselbe eingelagert, die in der Regel erst erkennbar werden, wenn man Aschenskelette der Zellen herstellt oder wenn die organischen Bestandtheile der Zellwand durch Pilzfermente grösstentheils aufgezehrt sind (Fig. 16). Durch Glühen werden die als oxalsaurer Kalk in den Zellen auftretenden Kalkkörnchen oder Krystalle in kohlensauren Kalk verwandelt. Sehr selten nur erkennt man in der normalen Wandung die Kalkeinlagerung auch bei schwachen Vergrösserungen in Krystallform, so bei Welwitschia, Dracaena u. s. w.

Digitized by Google

Kohlensaurer Kalk tritt als ein Bestandtheil der Cystolithen auf, in deren Stiel auch Kieselerde vorkommt. Letztere bildet bei den sogenannten Kieselalgen einen unvergänglichen Panzer. Auch bei vielen phanerogamen Pflanzen tritt Kieselerde in grösserer Menge auf, so z. B. in älteren Buchenblättern, im Schilfrohr, im Schachtelhalm u. s. w.

Während die vorgenannten Veränderungen im Wesentlichen nur in einer nachträglichen Einlagerung von Stoffen zwischen die Wandungsmicelle der Cellulosewand bestehen, giebt es auch solche Veränderungen, die aus einer Umwandlung der Cellulose selbst hervorgehen. Dahin gehören die verschiedenen Arten

6. der Verschleimung.

Dieselbe besteht in einer sehr weitgehenden, an die Auflösung grenzenden Quellung der Substanz durch Wasserzutritt. Bei höheren Pflanzen finden wir dieselbe häufig in den Epidermiszellen, z. B. der Lein- und Quittensamen, deren innere Wandschichten quellen und die äusseren Wandschichten dadurch gewaltsam sprengen.

Bei den Pilzen tritt sehr häufig Quellung und Verschleimung der äusseren oder inneren Zellhautschichten auf, so z. B. zeigen die Spaltpilze sich von einer Gallerthülle umgeben. Kommt es darauf an, das Ausschlüpfen der Pilzsporen aus ihren Gehäusen zu ermöglichen, so findet Quellung oder Auflösung der Zellwände der Sporen oder anderer Zellen statt, durch welche ein gewaltsames Herausstossen der Sporen aus den Gehäusen herbeigeführt wird.

Eine besondere Art der Verschleimung ist die Gummibildung. Es giebt mehrere Arten von Gummi. Das Arabin oder Gummi arabicum ist eine völlig lösliche Art, die in den Stämmen gewisser Acazienarten entsteht, während das Bassorin oder Tragantgummi eine unlösliche und nur zu einer Gallerte aufquellende Gummiart ist, die aus dem Mark und den Markstrahlen von Astragalusarten stammt.

Das bekannte Kirschgummi besteht aus einem Gemisch von löslichem und unlöslichem Gummi und entsteht in verschiedenen Geweben der Kirschbäume durch Auflösung oder Quellung der Zell- oder Gefässwände. Zuweilen entstehen hier und da Parenchymnester im Holzkörper, die sich nachträglich in Gummi verwandeln.

Digitized by Google

7. Eine völlige Wiederauflösung der Zellwände findet häufig bei Sämereien statt. Besonders in vielen harten Samen ist ein grosser Theil der stickstofffreien Bildungsstoffe, welche von der Mutterpflanze dem Embryo als Reservenahrung mitgegeben werden, in Gestalt sehr dickwandiger Cellulose (Amyloid) ausgebildet. Diese wird bei der Keimung in Zucker umgewandelt und vom Keimling zum Wachsthum verwendet.

8. Die Zersetzung der Zellwände kann natürlich durch Feuer, durch Chemikalien u. s. w. herbeigeführt werden, erfolgt aber in der Natur fast ausschliesslich unter der Einwirkung parasitärer oder saprophyter Organismen und zwar durch Ausscheidung lösender und umwandelnder Fermentstoffe.

§ 6. Die in der Zelle entstehenden Pflanzenstoffe.

a. Das Chlorophyll oder Blattgrün.

Wir haben im Vorstehenden das Protoplasma mit dem Zellkerne, sowie die Zellhaut besprochen und die Veränderungen kennen gelernt, welche mit derselben in vielen Fällen vor sich gehen und grösstentheils auf Einlagerung von Substanzen beruhen, die im Zellinnern entstehen. Durch die Lebensprocesse der Zelle entstehen nun aber noch sehr verschiedenartige andere Pflanzenstoffe, deren Betrachtung wir hier folgen lassen.

In den meisten, dem Lichte ausgesetzten, lebensthätigen Zellen findet sich ein grüner Farbstoff, das Chlorophyll oder Blattgrün genannt. Nur bei den Blüthen und bei den meisten parasitär lebenden Pflanzen fehlt dasselbe. Der in dem grünfaulen Holze durch die Einwirkung eines Pilzes (Peziza aeruginosa) erzeugte schön grüne Farbstoff ist vom Chlorophyllfarbstoff völlig verschieden.

Das Blattgrün ist zuweilen mit dem ganzen Protoplasmakörper verbunden, oft auch auf bestimmte Theile desselben, Schraubenbänder, Ringe u. s. w. beschränkt, in der Regel aber durchdringt es nur bestimmte, rundliche oder scheibenförmige Körper, die sogenannten Chlorophyllkörner, die nach Extraction des Farbstoffes als farblose Protoplasmakörper von wachsartiger Consistenz zurückbleiben. Diese Körner, Chromoplasten oder Chromatophoren genannt, entstehen im Protoplasma aus den kleinsten Elementarkörperchen, die sich zu Mikrosomen vergrössern und wenigstens

Digitized by Google

sehr oft mit einer feinen Hautschicht bekleidet zu sein scheinen. In ihnen bildet sich unter dem Einflusse genügender Lichtwirkung der grüne Farbstoff, der nur in sehr seltenen Fällen, z. B. beim Embryo einiger Nadelhölzer auch im Dunklen erzeugt wird.

Der Chlorophyllfarbstoff ist in Alkohol löslich und kann aus dieser Lösung durch Benzol, fettes Oel u. s. w. ausgeschüttelt werden. Dabei zeigt sich dann, dass in der Alkohollösung ein gelber Farbstoff, das Xanthophyll, das fast immer gemeinsam mit dem Blattgrün vorkommt, zurückbleibt. Letzteres zeigt die Eigenschaft, im auffallenden Lichte roth zu fluoresciren und ist durch ein charakteristisches Absorptionsspectrum ausgezeichnet. Es ist eine eisenfreie Verbindung von Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff, die sich aber nur in Gegenwart von Eisen zu bilden vermag.

Wir werden später sehen, in wieweit die Entstehung des Chlorophylls vom Lichte abhängig ist. Bei ungenügender Lichtwirkung bildet sich ein als Etiolin bezeichneter, mit dem Xanthophyll nicht zu verwechselnder Stoff, welcher dem Chlorophyll verwandt und bei Zufuhr von Licht leicht in dieses überzuführen ist. Das Chlorophyll ist leicht zerstörbar, sowohl durch die Einwirkung des Lichtes, als auch durch Berührung mit Säuren. Durch Salzsäure entsteht aus demselben ein als Chlorophyllan bezeichneter, in Form brauner Tröpfchen oder brauner Nadeln und Fäden aus den Körnern austretender Stoff, der durch Reduction wieder in Chlorophyll zurückgeführt werden kann. Beim Absterben der Blätter im Herbste werden die Chlorophyllkörner aufgelöst und ihre Substanz wandert in die perennirenden Theile der Pflanze zurück. Es bleibt nur das Xanthophyll in kleinen amorphen Körnchen oder richtiger Tröpfchen zurück.

Die Chlorophyllkörner sind meist dem wandständigen Protoplasma eingebettet und ändern mit diesem ihre Stellung in der Zelle. Wenn also das Protoplasma deutliche Strömungen zeigt, so nehmen daran auch die Chlorophyllkörner Theil. Sie ändern aber auch unabhängig davon ihre Stellung bei wechselnder Lichtintensität und kann man von einer Tag- und Nachtstellung bei ihnen reden, wobei das Bestreben sich zu erkennen giebt, bei sehr intensivem Lichte diesem die kleinste, bei mässigem Lichte dagegen die grösste Oberfläche darzubieten. Im ersteren Falle handelt es sich offenbar um einen Schutz gegen den zerstörenden Einfluss

Digitized by Google

allzu intensiver Lichtstrahlen, im letzteren um möglichste Ausnutzung des Lichtes. Im Chlorophyllkorn entsteht bei der Assimilation, wie wir später bei Besprechung der Einwirkung des Lichtes sehen werden, aus Kohlensäure und Wasser zunächst ein Formaldehyd, und aus diesem Traubenzucker. Geht dieser Process so schnell vor sich, dass der Zucker nicht rasch genug fortgeleitet werden kann, dann sammelt sich der Ueberschuss im Innern des Chlorophyllkornes in Form von Stärkeeinschlüssen oder seltener fetten Oeltropfen an. Fig. 20. Die Stärkeeinschlüsse, die auch in der Mehrzahl im Korn auftreten, können schliesslich so gross werden, dass sie nur von einer zarten Hülle des Chlorophylls überzogen sind oder endlich eine völlige Umwandlung in Stärke erfolgt. Solche Umwandlungen finden normaler Weise beim Reifen der Sämereien statt, bei deren Keimung wieder die Stärkekörner in Chlorophyll übergeführt werden, sie treten aber auch bei pathologischen Vorgängen auf. Fichtennadeln, welche z. B. von Hysterium macrosporum so befallen sind, dass der Theil des Gefässbündels, in welchem die Fortleitung des Zuckers erfolgt, getödtet ist, füllen sich im noch gesunden Gewebstheile so reichlich mit Stärke an, dass die Nadel einen soliden Mehlkörper darstellt.

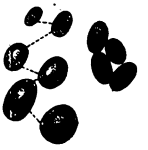


Fig. 20. Chlorophyllkörner mit Stärkemehleinschlüssen. T. H.

Hört an gesunden Blättern die Lichtwirkung und damit die Assimilation auf, dann verschwinden die Stärkeeinschlüsse aus den Chlorophyllkörnern wieder, weil die Fortleitung der Kohlenhydrate aus den assimilirenden Zellen auch im Dunklen fortgesetzt wird.

b. Andere Farbstoffe des Zellinnern.

Ein dem Chlorophyll verwandter Farbstoff, der durch Umwandlung desselben beim Reifen der Früchte entsteht, ist das Anthoxanthin, ein rother Farbstoff, der ebenfalls an bestimmte Protoplasmakörper gebunden ist. Die in unreifem Zustande grünen Früchte z. B. der Hagebutte, des Bocksdorn, des Bittersüss u. s. w. verfärben sich später durch gelb zu roth und zwar in Folge der Umwandlung des Farbstoffes der Chlorophyllkörner. In reifenden Früchten findet eine Vermehrung der Anthoxanthinkörper statt.

In den Blumenblättern der gelbblühenden Pflanzen entstehen

Digitized by Google

ohne vorherige Chlorophyllbildung kleine mit Blumengelb (Lipochrom) gefärbte Protoplasmakörper in den Zellen.

Die grösste Verbreitung im Pflanzenreich hat ein im Zellsaft gelöster rother, violetter oder blauer Farbstoff, das Anthocyan. Im Gegensatz zu den vorgenannten Farbstoffen ist er kein Bestandtheil des Protoplasmas und ist nicht an Körner gebunden. Die entweder neutrale oder mehr saure oder alkalische Reaction des Zellsaftes ist von Einfluss auf die Färbung und man kann durch Einwirkung von Säuren blaue Blumen sofort roth, umgekehrt durch Ammoniakdämpfe rothe Blumen blau färben. Das Anthocyan veranlasst nicht allein die Färbung von Blüthen und Früchten, sondern ist auch die Ursache der Rothfärbung von Blättern und Stengeltheilen, die entweder im Frühjahr vorhanden ist und dann im Sommer verschwindet oder erst im Herbste vor dem Blattabfall eintritt oder an immergrünen Pflanzen eine charakteristische Winterfärbung hervorruft. An den Zweigen tritt dieselbe oft nur bei directer Sonnenwirkung hervor, z. B. bei Cornus sanguinea. Manche Varietäten, Blutbuche, Blutbirke u. s. w. zeigen an Blättern und in der Rinde, ja selbst am Keimling schon Rothfärbung. In allen diesen Fällen, d. h. an allen vegetativen Organen verdeckt die rothe Färbung des Zellsaftes den grünen Farbstoff der Chlorophyllkörner, ohne welchen ja die Pflanzen nicht assimiliren könnten.

Dass auch mannigfach verschiedene Farbstoffe im Holzkörper der Bäume, zumal bei der Kernholzbildung entstehen können, haben wir schon (S. 37.) kennen gelernt. Sowohl im Holzkörper, als in der Rinde der Pflanzen ist der Gehalt an Gerbstoffen eine häufige Veranlassung der Braunfärbung bei Zutritt des Sauerstoffs der Luft, indem dieselben durch Oxydation sich bräunen.

c. Das Stärkemehl (Amylum).

Wenn sich in der Pflanze stickstofffreie organische Substanz bildet und vor ihrer Verwendung zur Neubildung von Zellen organisirte Gestalt annimmt, so geschieht das in Form von Stärkemehlkörnern. Beim Assimilationsprocesse sehen wir im Chlorophyllkorn Stärkekörner entstehen, Fig. 20, wenn die Erzeugung des Zuckers schneller erfolgt, als die Fortführung desselben in andere Gewebetheile stattfindet. Man nennt sie auch autochthone Stärke. Bei der Wanderung des Zuckers nimmt derselbe zuweilen vorüber-

Digitized by Google

gehend die Gestalt kleiner Stärkekörner an, die als transitorische Stärke bezeichnet werden, weil dieselben meist bald wieder in Zucker umgewandelt und weitergeführt werden zu den Orten des Verbrauchs. Insoweit der Zucker nicht in derselben Vegetationsperiode, in welcher er entstand, zum Zellbau verwendet wird, sondern für künftige Jahre aufgespeichert, reservirt wird, geschieht das in Form von Reserve-Stärke. Dieselbe erfüllt oft fast das ganze Innere derjenigen Zellen, welche als Vorrathskammern der Pflanze dienen. Fig. 21.

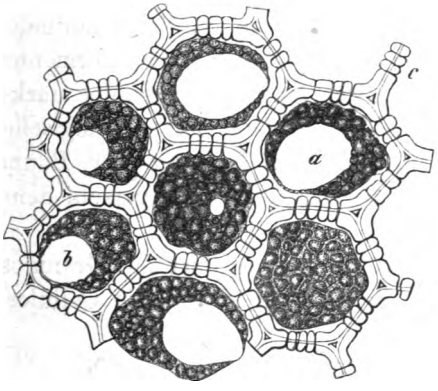


Fig. 21.
Markzellen der Eiche mit Reservestärke. T. H.

Die Stärkekörner entstehen entweder im Innern von Chlorophyllkörnern, Fig. 20, oder aus den anfänglich sehr kleinen Plasmakörnchen oder in Verbindung mit grösseren Plasmakörnchen,

Fig. 22.
Stärkemehl aus dem Milchsaft der Euphorbien. T. H.

den sogenannten Stärkebildnern, die auch in der Folge mit dem heranwachsenden Stärkekorn verwachsen bleiben. Die Gestalt der Stärkekörner ist in der Regel eine rundliche, elliptische oder eiförmige, bei dicht gedrängter Stellung in der Zelle auch eine polyedrische. Bei den Euphorbiaceen kommen im Milchsaft auch solche von Beinknochengestalt vor. Fig. 22. Bei grösseren Körnern erkennt man meist deutliche Schichtung, die wahrscheinlich auf verschiedenen Wassergehalt der einzelnen Lamellen zurückzuführen ist. Fig. 23. In der Regel sind die Schichtungen um einen, nicht immer in der Mitte gelegenen Kern, d. h. eine wasserreiche, substanzarme Partie gelegen, die im trocknen Zustande als Höhlung zu erkennen ist, von der oft Risse in die Kornsubstanz eindringen. Oft treten auch zusammengesetzte oder halbzusammengesetzte Körner auf. Fig. 24.

Digitized by Google

Die Substanz der Stärke ist der Cellulose nahe verwandt und hat die gleiche Formel mit dieser, $C_6 H_{10} O_5$. Sie hat die Eigenschaft, in heissem Wasser zu Kleister aufzuquellen und bei Behandlung mit Jod eine blaue Reaction zu zeigen, doch ist es nur ein bestimmter, als Granulose bezeichneter, leicht auflöslicher Bestandtheil, welcher die Jodreaction zeigt, wogegen ein anderer, schwer löslicher Theil, Stärkecellulose genannt, durch Jod sich gelb färbt. Die Auflösung der Stärkekörner erfolgt in der Natur normalerweise unter der Einwirkung eines Fermentes, der Diastase, das sich im Protoplasma der stärkemehlhaltigen Zellen bildet. Bei pathologischen Vorgängen, z. B. im Holzkörper der Bäume wirken die Pilzfermente in ganz verschiedener Weise auflösend.

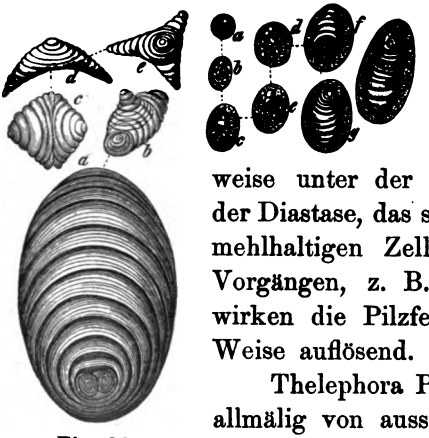


Fig. 23.
Stärkemehl aus der Kartoffel. Links aus der Knolle. Rechts im Chlorophyllkorne der Kartoffelfrucht. T. H.

Thelephora Perdix extrahirt die Granulose allmälig von aussen nach innen, die Cellulose,

Fig. 24.
Componirtes Stärkemehl der Eiche. T. H.

Fig. 25.
Stärkemehl der Eiche in der Auflösung unter Einwirkung a von Thelephora Perdix b von Polyporus sulphureus c von Polyporus igniarius. Fig. a und b zeigen die Jodreaction durch Schattirung an.

welche besonders in der Peripherie der Körner reichlich vorhanden ist, wird erst später allmälig gelöst, Fig. 25a. Im Gegensatz dazu löst Polyp. sulphureus zunächst die Cellulose und es erhält sich die Granulose am längsten (b). Bei anderen z. B. Pol. igniarius findet gleichzeitige Auflösung von Cellulose und Granulose statt und das Korn erscheint dabei oftmals von aussen angefressen oder

Digitized by Google

von Gängen durchsetzt, gerade so wie bei der Auflösung der Kartoffelstärke im Keimungsprocesse (c).

d. Dextrin, Inulin, Gummiarten.

Dem Stärkemehl nahe verwandt sind das Dextrin, welches sich im Safte mancher Pflanzen findet, ferner das Sinistrin und das Inulin. Letzteres ist ein Reservestoff, der sich vorzugsweise in den unterirdischen Theilen vieler Compositen vorfindet und hier gleichsam die Stärke vertritt. Es kommt in den Zellen im gelösten Zustande vor, krystallisirt beim Trocknen oder bei Behandlung mit Alkohol in Form von Sphärokrystallen aus.

Auch die verschiedenen Gummiarten und Pflanzenschleime sind hier noch zu erwähnen. Sie gehen theilweise aus der Umwandlung der Cellulose wieder hervor, theils sind es Secrete, welche entweder im Innern besonderer Zellen (der Gummischläuche) oder in Intercellularräumen (Gummigänge) entstehen, beziehungsweise dorthin ausgeschieden werden. Wir haben auch eine Gummiart als einen wesentlichen Bestandtheil der verholzten Zellwände kennen gelernt, und zwar entsteht hier das Gummi beim Uebergange aus dem cambialen Zustande in den fertigen Splintzustand des Holzes in dem Protoplasmakörper der Zelle. Wenn ferner das Splintholz in Kernholz übergeht, dann sind es wiederum die noch lebensthätigen Zellen der Markstrahlen und des Strangparenchyms, in denen aus dem Protoplasma mancherlei Stoffe hervorgehen, die als hoch oxydirte Gerbstoffe, als Harze oder Farbstoffe oder endlich auch als Gummi theils die Wandungen durchdringen und imprägniren, theils im Innern der Leitungsorgane tropfenweise ausgeschieden werden und diese mehr oder weniger verstopfen.

Auch da, wo nach Verwundungen oder parasitären Angriffen das Splintholz der lebhaften Einwirkung des Sauerstoffs der Luft ausgesetzt wird, zeigt sich nicht allein eine Bräunung der Gewebe in Folge der Oxydation der Gerbstoffe, sondern auch eine erhöhte Thätigkeit der lebenden Zellen des Holzes, die sich theils in dem Auswachsen derselben zu Füllzellen, theils in Gummibildung zu erkennen giebt.

Digitized by Google

e. Zuckerarten.

Sehr allgemein verbreitet sind in den Geweben der Pflanzen die verschiedenen Zuckerarten, die in zwei Gruppen eingetheilt werden, in die Traubenzucker- und in die Rohrzuckerarten.

Die verschiedenen Traubenzucker besitzen die Formel $C_6 H_{12} O_6$ und sind gährungsfähig. Man unterscheidet Traubenzucker, Dextrose oder Glykose und zweitens Fruchtzucker oder Lävulose. Ersterer ist die allgemein verbreitete Form, in welcher die stickstofffreien Bildungsstoffe, sei es, dass sie soeben erst bei der Assimilation entstanden oder aus der Auflösung und Umwandlung der Reservestoffe hervorgegangen sind, in die Pflanze wandern. Wir finden ihn desshalb überall in den Geweben in grösserer oder geringerer Menge verbreitet, er bildet aber auch einen Bestandtheil des in den Früchten sowie im Honig der Blüthen abgesonderten Zuckers. Der Fruchtzucker unterscheidet sich von dem Traubenzucker dadurch, dass er nicht krystallisirt und dass er linksdrehend ist.

Er bildet einen Hauptbestandtheil des Zuckers der süssen Früchte und des Blüthenhonigs und entsteht vielleicht erst an Ort und Stelle aus dem zugeführten Traubenzucker.

Die Rohrzuckerarten zeigen die Formel $C_{12} H_{22} O_{11}$ und sind meist nicht gährungsfähig. Die wichtigste Rohrzuckerart ist der Rübenzucker oder die Saccharose, welche in den Zuckerrüben, Mohrrüben, im Zuckerrohr, Zuckerahorn und andern Pflanzen auftritt. Sie kommt in diesen Pflanzen als Reservestoff vor und bildet sich erst im Innern der Zellen aus Traubenzucker. Um wanderungsfähig zu werden, muss sie erst wieder in Traubenzucker umgewandelt werden. Wir finden sie desshalb auch mehr in den Organen der Pflanze, die als Reservestoffbehälter dienen.

Eine andere Rohrzuckerart, die Maltose, entsteht bei der Keimung der Gerste und bei der Umwandlung des Stärkemehls neben Dextrin.

f. Das Klebermehl oder Aleuron.

Während das Stärkemehl die organisirte Form der stickstofffreien Reservestoffe darstellt, ist das Klebermehl die organisirte Form der stickstoffhaltigen Reservestoffe und findet sich in grosser Menge in zahlreichen Sämereien angehäuft. Besonders in den-

Digitized by Google

jenigen Sämereien, welche viel fettes Oel enthalten, erkennt man die Aleuronkörner leicht an ihrer Grösse und Gestalt. Fig. 26. Letztere ist eine mannigfach verschiedene, meist rundliche und durch besondere Einschlüsse ausgezeichnete. Diese sind entweder rundlich und bestehen aus phosphorsaurer Kalk-Magnesia (Globoide) oder es sind aus Eiweiss, besonders Caseïn bestehende Krystalle (Krystalloide) oder endlich Krystalle von oxalsaurem Kalk. Sehr oft nimmt die Eiweisssubstanz überhaupt die Gestalt der Krystalloide an, die dann Proteïnkrystalle genannt werden und zwischen Aleuronkörnern und Proteïnkrystallen kommen mannigfache Uebergänge vor. Sie sind im Wasser mehr oder weniger quellbar und bei Zusatz von Kali sogar ganz löslich. Wenn man sie auch vorzugsweise in den Sämereien aufgespeichert findet, so sind sie doch, zumal kleinkörnig, auch in anderen Gewebstheilen nachweisbar.

Fig. 26.

Klebermehlkörner von Ricinus communis. a in dickem Glycerin. b in verdünntem Glycerin werden die Krystalloideinschlüsse in ihnen sichtbar. Die rundlichen Körnchen sind die Globoide. c Klebermehlkorn mit einem Sphärokrystall von oxalsaurem Kalk.

Die Eiweisssubstanzen sind, wie wir schon früher gesehen haben, auch in anderer Form als der der Aleuronkörner in den Zellen vorhanden. So besteht ja das Protoplasma aller lebenden Zellen zum grossen Theil aus verschiedenen Eiweissstoffen, die Grundsubstanz der Chlorophyllkörner besteht aus Eiweiss, grosse Mengen Eiweiss finden sich in den Siebröhren, den wichtigsten Organen der Innenrinde, und alle diese Stoffe können ihre Zellen nur verlassen, nachdem sie sich in Amide verwandelt haben, wie sie auch im Innern der Zelle wahrscheinlich immer erst aus Amiden entstehen. Da nun die Eiweissstoffe Schwefel enthalten, welcher den Amiden fehlt, so muss bei der Umwandlung von Amiden zu Eiweiss Schwefel aufgenommen und umgekehrt bei Auflösung der Eiweisssubstanz zu Amiden Schwefelsäure frei werden.

Eiweiss als Reservestoff lagert sich nicht nur in den Sämereien, sondern auch in anderen Gewebstheilen ab und so sammelt

Digitized by Google

sich in den Zellen des Holzkörpers Eiweiss in Vorrath an neben dem Stärkemehl, und tritt ein Samenjahr ein, so wandert bis auf geringe Spuren, die offenbar dem Protoplasma der Parenchymzellen angehören, alles Eiweiss nach Umwandlung in Amide zu den Samenkörnern empor.

g. Amide.

Amide sind lösliche, wanderungsfähige und krystallisirende Stickstoffverbindungen, welche sich in allen jugendlichen, wachsenden Pflanzentheilen in grösseren oder geringeren Mengen vorfinden und sich aus den Eiweissstoffen bilden, um die Stickstoffnahrung diffusibel zu machen, die sich wieder zu Eiweiss umwandeln, wo Protoplasma oder Aleuron entstehen soll. Die verbreitetsten Arten sind: Asparagin, das nicht allein in jungen Spargeltrieben, sondern in den meisten Pflanzen nachgewiesen ist.

Leucin, Tyrosin, Glutamin und andere Amide treten seltener auf.

h. Organische Säuren.

Unter den mannigfach verschiedenen, in den Pflanzenzellen auftretenden organischen Säuren sind

die Gerbstoffe, Tannine, die verbreitetsten.

Sie sind in Wasser und in Alkohol löslich, zeigen einen zusammenziehenden Geschmack, reagiren bei Behandlung mit Eisenoxydsalzen dunkelblau oder dunkelgrün, wonach man eisenbläuende und eisengrünende Gerbsäuren unterscheidet. Mit thierischer Haut vereinigen sie sich zu Leder. Die Gerbstoffe sind theilweise Reservestoffe der Pflanze, theilweise sind sie Secrete, welche nicht mehr zum Aufbau von Zellen verwendet werden. In ersterer Form findet man sie verbreitet in allen Gewebsarten, in den Blättern, der Rinde, den Blüthen und Früchten, sowie auch in den Holztheilen der Gefässbündel, und zwar theils als Bestandtheile des Zellsaftes, theils in Verbindung mit den Stärkemehlkörnern, die von ihnen oft ganz durchdrungen sind und sich mit Eisenchlorid tief schwarzblau färben. So sieht man in den Parenchymzellen des Holzes und zwar sowohl im Markkörper, als auch in den Markstrahlen und im Strangparenchym Tannin, sowohl in den Stärkemehlkörnern als auch in den stärkefreien Zellen.

In älteren Theilen des Holzkörpers färbt sich der Gerbstoff unter der Einwirkung des Sauerstoffs bräunlich und die Verker-

Digitized by Google

nung, z. B. der Eiche beruht ja zum grossen Theil auf Einlagerung grosser Mengen hoch oxydirten und dadurch unlöslich gewordenen Gerbstoffes in die Wandungssubstanz der Holzelemente, sowie auf Ablagerung solchen oxydirten Gerbstoffes im Innern der Organe oft in Verbindung mit Holzgummi. Auch der Splintkörper sehr vieler Bäume enthält Gerbstoff als einen Bestandtheil der Holzwandungssubstanz. Fichtenholz im gesunden Zustande lässt diesen Gerbstoff bei Behandlung mit Eisen nicht erkennen, wohl aber tritt die schwarzblaue Reaction ein, wenn das Holz vom Hausschwamm angegriffen ist.

Aus dem Zustande des Reservestoffes, der oft nur in längeren Perioden wieder zu Zucker u. s. w. umgewandelt wird, tritt ein grosser Theil der Gerbstoffe beim Uebergang des Splintholzes in Kernholz in die Wandungssubstanz über und kann dann als Secret bezeichnet werden. Ein anderer Theil der Gerbstoffe findet sich aber schon früh als Secret in besonderen Schläuchen (Gerbstoffschläuchen) abgelagert und zwar vorzugsweise in Rinde und Bastgewebe.

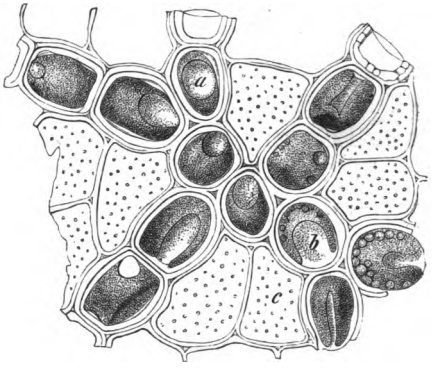


Fig. 27.
Gerbstoffschläuche aus der Rinde der Eiche.

Genutzt wird der Gerbstoff besonders von der Eiche, weniger von Fichte, Birke, Weide, Vogelbeere und Edelkastanie. Am reichlichsten findet sich derselbe in der lebenden Rinde Fig. 27 und Bastschicht (Spiegelrinde), in den Fruchtbechern (Vallonen) von Quercus Aegilops und den Gallen der Quercus pedunculata, welche durch Cynips Quercus calicis (Knoppern) in Oesterreich hervorgerufen werden. Sehr reich ist auch der Gehalt in den 1 und 2jährigen Reisern der Eiche, die im Winter in den Schlägen abgebrochen, in zermahlenem Zustande gleich werthvolles Material liefern, als die Spiegelrinde.

Die Oxalsäure kommt wie andere Pflanzensäuren auch frei im Zellsafte vor, ist aber in der Regel an Kalk gebunden und als Kalkoxalat ein überall vorhandener Bestandtheil der Zellwände,

Digitized by Google

dann aber auch im Innern der Zellen in sehr verschiedener Weise in Krystallform abgelagert. Die Krystalle sieht man theils einfach, theils in Aggregaten (Krystalldrüsen, Fig. 58 c), theils nadelförmig in Bündeln (Raphiden) zusammenliegen. Sie gehören dem monoklinischen oder dem rhombischen Systeme an, sind in Salzsäure löslich, dagegen in Essigsäure unlöslich; bei Behandlung mit Schwefelsäure verwandeln sie sich in nadelförmige Gypskrystalle. Der oxalsaure Kalk ist immer ein Secret, welches im Stoffwechsel nicht weiter Verwendung findet. Der Umstand, dass er sich in sehr reichlicher Menge in der Innenrinde in der Umgebung der Eiweiss führenden Siebröhren findet, berechtigt zu der Annahme, dass er hier entsteht, um den Kalk zu neutralisiren, welcher bei der Verwendung der Schwefelsäure, Salpetersäure und Phosphorsäure frei wird. Die Raphiden, die sich oft reichlich im Parenchym der Blätter und Wurzeln finden, scheinen im Leben der Pflanzen auch als Schutzorgane zu dienen, insofern die scharfen Nadeln den solche Pflanzentheile verzehrenden Thieren nicht angenehm sind.

Aepfelsäure, Citronensäure, Weinsäure, Essigsäure, Ameisensäure und andere seltener auftretende organische Säuren sind theils frei, theils an Kalk oder Kali gebunden, ziemlich verbreitet im Pflanzenreiche und zwar am reichlichsten im Safte reifer oder unreifer Früchte, in geringen Mengen und oft nur vorübergehend auch in anderen Geweben. In den vegetativen Pflanzentheilen schwankt der Gehalt an Säure bei Tag und Nacht. Er nimmt während der Nacht bis zum Morgen zu und zwar wahrscheinlich durch unvollständige Oxydation aus Zucker hervorgehend und vermindert sich bei Tage, bis er am Abend ein Minimum erreicht. Wahrscheinlich werden die Säuren durch die Sauerstoffausscheidung bei der Assimilation in Kohlensäure und Wasser oxydirt. Da der Gehalt des Zellsaftes an Säuren die osmotischen Kräfte der Zellen in hohem Grade steigert, so wird auch die Turgescenz der Gewebe und damit auch das Wachsthum derselben begünstigt. Letzteres erfolgt desshalb schneller bei Nacht als bei Tage.

In den Früchten entstehen die Säuren wahrscheinlich ebenfalls durch Oxydation des zuwandernden Zuckers und verschwinden wieder durch Umwandlung in Kohlensäure und Wasser. Mit dem Reifen der Früchte wird der zuwandernde Zucker nicht mehr in Säuren verwandelt.

Digitized by Google

i. Die Fette und fetten Oele.

Die in der Pflanze vorkommenden Fette und fetten Oele sind meist Gemenge verschiedener Fettarten. Sie sind stickstofffreie Verbindungen aus Glycerin und einer Fettsäure und je nach der Art der letzteren flüssig oder fest (z. B. Wachs). In sehr feiner Vertheilung tritt Fett vielleicht immer im Protoplasma auf, oft erkennt man Fetttröpfchen in demselben sehr leicht und nicht selten erreichen sie eine solche Grösse, dass sie den Inhalt der Zelle fast ganz ausfüllen, so z. B. bei Pilzen, bei denen Fett der wichtigste Reservestoff der stickstofffreien Bildungsstoffe ist. Ob auch die Fetttropfen in der Pflanzenzelle aus den kleinsten Elementarorganismen direct durch Stoffwandlung hervorgehen, wie dies Altmann für das Fett der Thierzellen nachgewiesen hat, bleibt zu untersuchen. In vielen Sämereien ist der Fettgehalt ein so grosser, dass derselbe technisch gewonnen wird. In der Regel mit reichlichen Aleuronkörnern gemeinsam auftretend entsteht hier das Oel als Reservestoff aus Traubenzucker und bei der Keimung verschwindet es zunächst, indem es sich wieder in wanderungsfähigen Zucker, theilweise aber auch in Stärkekörner umwandelt. Eine ölhaltige Buchecker verliert bei Beginn der Keimung alsbald ihr Oel, schmeckt dann süss und ist reich an Stärke. Mit dem Hervorkommen der Samenlappen an das Licht treten in ihnen Chlorophyllkörner neben der Stärke auf. Es findet also beim Keimen der umgekehrte Umbildungsprocess statt, wie beim Reifen der Samen. Wachs ist ein starres Fett, welches nicht als Reservestoff, sondern als Secret in der Aussenwandung der Epidermis, sowie auf der Aussenseite derselben in Stäbchen, Schüppchen und Körnchen ausgeschieden wird und oft als blauer Reifüberzug an den Pflanzen erkennbar wird.

k. Die ätherischen Oele

unterscheiden sich von den fetten Oelen durch ihre Flüchtigkeit, die ja auch deren Geruch bedingt. Sie sind vielleicht nie als Reservestoffe oder Bildungsstoffe wie jene, sondern immer als Secrete zu betrachten, die theils im Innern der Zellen, in denen sie entstanden, verbleiben, theils nach aussen ausgeschieden werden und zwar in Intercellularräume oder in besondere Drüsenorgane.

Digitized by Google

Zu ihnen gehören die sauerstofffreien ätherischen Oele oder Kohlenwasserstoffe, ferner die sauerstoffhaltigen ätherischen Oele und die schwefelhaltigen ätherischen Oele.

Unter den ersteren ist das Terpentinöl $C_{10}H_{16}$ das wichtigste. Wir werden weiterhin sehen, dass dieses Oel bei den Coniferen in Blättern, Rinde und Holzkörper in mehr oder weniger reicher Menge erzeugt und aus den Zellen, in denen es wahrscheinlich nach weiteren Uebergängen aus Traubenzucker gebildet wird, in der Regel in besonders gebaute Intercellularkanäle übertritt.

Ausser der normalen Terpentinbildung giebt es eine pathologische. Unter der Einwirkung gewisser Pilzmycelien entstehen in den Zellen reichliche Mengen von Terpentinöl, die zu einer Verharzung der Gewebe führen; dagegen ist es noch nicht erwiesen, ob in Folge mechanischer Verletzungen Terpentin und Harz entsteht, oder ob nicht vielmehr immer nur ein Hinströmen von normaler Weise in anderen Pflanzentheilen entstandenem Terpentinöl zu der Wunde erfolgt. Das „Verkienen" gewisser Holztheile, wobei sich nicht nur das Innere der Organe fast ganz mit Terpentin füllt, sondern auch die Wandungen damit durchtränkt werden, beruht in der Hauptsache auf einem Zuströmen des Terpentins aus anderen Baumtheilen. Zuweilen (Harzgallen) entstehen hier und da aus dem cambialen Gewebe Parenchymzellengruppen, in denen sehr grosse Mengen von Terpentin gebildet und in eine grosse Gewebslücke ausgeschieden werden.

Die sauerstoffhaltigen ätherischen Oele sind sehr mannigfach verschieden und durch charakteristische Gerüche ausgezeichnet. Wir finden sie in den Zellen der Blumenblätter oder in besonderen Drüsenorganen, die später zu beschreiben sind, ausgeschieden. Es gehören hierher auch die Campherarten, die sich durch feste Consistenz vor den andern auszeichnen.

l. Die Harze

sind den ätherischen Oelen sehr nahe verwandt und zum Theil als Oxydationsproducte derselben zu betrachten. Ihre Entstehungsweise ist eine ähnliche. Bei der Fichte, Kiefer u. s. w. kommt Harz (Kolophonium) immer im Terpentinöl gelöst vor und wird im gewöhnlichen Leben jene Mischung entweder als Harz oder

Digitized by Google

seltener als Terpentin bezeichnet. Fliesst dasselbe aus, so verflüchtigt sich ein Theil des Oeles und ein erstarrendes, vorzugsweise aus Kolophonium bestehendes Harz bleibt übrig.

Den Harzen verwandt ist das Kautschuck (Gummi elasticum), welches in besonderen Milchsaftorganen mancher Pflanzen erzeugt wird und hier mit dem wässrigen Safte eine Emulsion bildet.

m. Glykoside und Alkaloide.

Es giebt nun noch zahlreiche organische Stoffe, welche aber meist nur in einzelnen Pflanzenarten vorkommen und sich entweder durch giftige Eigenschaften oder durch eigenartigen, meist bittern Geschmack auszeichnen, und sollen hier nur einige derselben kurz Erwähnung finden.

Als Glykoside bezeichnet man eine Gruppe von Stoffen, welche sich unter Aufnahme von Wasser in Glykose und ein oder mehrere andere Verbindungen spaltet. In der Pflanze erfolgt diese Spaltung unter der Einwirkung von Fermenten. Dahin gehört das Amygdalin der bitteren Mandeln, das Solanin, Salicin in der Weidenrinde, das Digitalin, Coniferin, Vanillin u. s. w. Wir haben schon S. 32 gesehen, dass Coniferin und Vanillin Bestandtheile der verholzten Zellwandungen sind. Coniferin kommt aber auch reichlich im Cambialsafte der Nadelholzbäume vor, aus dem es technisch gewonnen wird, um durch weitere Spaltungen daraus das im Handel jetzt so verbreitete Vanillin zu bereiten.

Die zur Saftzeit zu fällenden haubaren Tannen werden entrindet und liefern aus ihrem abgekratzten Cambialsafte im Durchschnitt etwa 3 g Vanillin pro Stamm, was einen Werth von etwa 2 Mark repräsentirt.

Als Alkaloide bezeichnet man eine Gruppe stickstoffhaltiger Verbindungen, die den Charakter von Alkalien tragen und giftige Eigenschaften besitzen. Sie sind entweder in der ganzen Pflanze anzutreffen oder nur in bestimmten Organen, welche Milchsaft führen. Dahin gehören Chinin, Atropin, Morphin, Strychnin, Colchicin u. s. w.

Digitized by Google

II. Abschnitt.

Die Zellensysteme.

Jede, auch die höchst entwickelte Pflanze besteht anfänglich aus einer einzigen Zelle, der „Urzelle“ des Individuums, welche durch den Sexualact, d. h. durch die Vereinigung mit einer anderen, der „männlichen“ Sexualzelle individualisirt, d. h. gewissermaassen aus dem Verband der Mutterpflanze losgelöst ist. Dass auch durch vegetative Vermehrung Pflanzen entstehen können, wird im letzten Abschnitte gezeigt werden. Durch den Process der Zelltheilung, den wir eingehend besprochen haben, entsteht aus der ersten Zelle ein mehrzelliger Pflanzenkörper, der als Gewebskörper bezeichnet wird. Die Gestalt und der Bau aller Zellen eines jugendlichen Gewebskörpers ist anfänglich sehr einfach und einander ähnlich, und erst in einem gewissen späteren Entwicklungsstadium treten Veränderungen der Grösse, Gestalt, Zellwandbildung und des Inhaltes auf, je nachdem die Zellen der einen oder anderen Function dienstbar sein sollen. Oftmals schlägt nur eine einzelne Zelle eine gesonderte Entwicklung ein, in der Regel dagegen zeigen grössere Zellcomplexe einen gemeinsamen Charakter sowohl in morphologischer als physiologischer Richtung und werden als Gewebeformen bezeichnet. So lange die Ausscheidung der verschiedenen Gewebsarten noch nicht stattgefunden hat, kann man das Zellgewebe als Urgewebe bezeichnen, wie wir ein solches in allen jugendlichsten Pflanzentheilen finden. Mit Rücksicht darauf, dass solche Gewebe noch befähigt sind, sich durch Zelltheilung zu vergrössern, werden sie auch als Meristem oder auch als Theilungsgewebe bezeichnet, wogegen man die fertigen, d. h. nicht mehr theilungsfähigen Gewebe Dauergewebe genannt hat. In den jüngsten Pflanzentheilen sind alle Zellen annähernd

Digitized by Google

gleich und so gestaltet, dass ihre verschiedenen Durchmesser nicht allzusehr von einander abweichen. Auch stehen die Wände derselben mehr oder weniger rechtwinklig zu einander. Bleiben diese Eigenschaften auch für die Folgezeit erhalten, so wird eine solche Gewebeform als „Parenchym" bezeichnet. Aus dem Meristem der Vegetationsspitze entwickeln sich aber frühzeitig durch einen diagonalen Längstheilungsprocess langgestreckte Organe, die in Folge ihrer Theilung mit schräg zugespitzter Endfläche ineinandergreifen und als Fasern bezeichnet werden Fig. 28. So lange diese noch ihre Theilungsfähigkeit sich bewahren, werden sie Cambialfasern genannt und die Gewebsformen, die sich aus ihnen entwickeln, werden unter dem gemeinsamen Namen Prosenchym zusammengefasst.

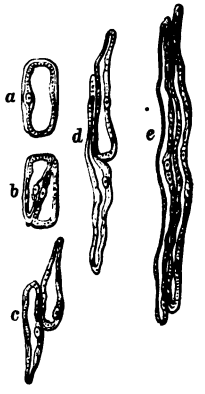


Fig. 28.
Entwicklung der Procambialfasern aus den parenchymatischen Zellen des Urgewebes. T. H.

Wir werden bei der Besprechung der Zellsysteme die Verschiedenheiten der Ausbildung der einzelnen Gewebsformen kennen lernen und beschränken uns hier darauf, noch einige allgemeine zur Anwendung kommende Ausdrücke für Gewebsformen mitzutheilen.

Als Filzgewebe bezeichnet man das aus zahlreichen, unter einander verschlungenen und höchstens hier und da mit einander verwachsenden Pilzfäden bestehende Gewebe vieler Pilzfrüchte und Mycelkörper.

Als Scheinparenchym bezeichnet man ein aus Pilzfäden bestehendes Gewebe, wenn deren Wandungen vollständig miteinander verschmolzen sind (Mutterkorn u. s. w.).

Als Sclerenchymgewebe bezeichnet man alle solche Gewebe, deren Zellen sehr stark verdickt und dadurch geeignet sind, zur Festigung des Pflanzenkörpers beizutragen.

Als Gefässe oder Röhren bezeichnet man solche Organe, welche aus der Verschmelzung einer Reihe meist übereinander stehender Zellen (Glieder) zu einer zusammenhängenden Röhre entstehen.

Bei den Holzgefässen oder Tracheen sind die Querwände, durch welche die Glieder von einander getrennt sind, fast ganz oder doch grösstentheils resorbirt und fehlt der Protoplasmakörper.

Digitized by Google

Bei den Siebgefässen oder Siebröhren sind sie dagegen mit Siebtipfeln versehen, durch welche die Eiweisssubstanzen aus einem Gliede zum anderen unverändert wandern können.

Als Milchsaftorgane und als Secretbehälter werden wir eine grosse Mannigfaltigkeit von Organen oder Intercellularräumen zwischen den Organen kennen lernen, deren Inneres mit Secreten erfüllt ist.

Man ist nun bei der Darstellung der verschiedenen Gewebsformen und deren Vertheilung im Pflanzenkörper davon ausgegangen, dieselben nach den physiologischen Aufgaben, denen sie dienstbar sind, in grössere Gruppen einzutheilen und unterscheidet Hautgewebe-, Assimilations-, Leitungs-, Speicherungs-, Ausscheidungs-, Festigungs-, Durchlüftungs- und an derenGewebe-Systeme.

Für den Anfänger erscheint mir aber noch die alte Eintheilung in Hautgewebe-, in Strang- und in Grundgewebesysteme am meisten geeignet zur Erlangung eines schnellen und klaren Ueberblickes über den anatomischen Bau der Pflanze, wesshalb ich auch diese Eintheilung wähle und die in den drei genannten Systemen vorkommenden Secretorgane gesondert betrachte.

A. Das Hautgewebesystem.

Bei der einzelligen Pflanze dient die Zelle den Functionen der Nahrungsaufnahme, der Stoffwandlung und der Ausscheidung von Stoffen. Bei einem mehrzelligen Pflanzenkörper tritt ersichtlich schon eine Arbeitstheilung dadurch ein, dass nur die nach aussen gelegenen Zellen der Aufnahme und Ausscheidung von Stoffen dienstbar sind, daneben aber auch noch Einrichtungen besitzen können, die zum Schutze der im Innern gelegenen Gewebsmassen gegen äussere nachtheilige Einflüsse dienen.

Alle Gewebsarten, welche dieser genannten Aufgabe dienen, kann man als Hautgewebe bezeichnen. Bei den niederen Pflanzen kommt eine Haut in der Regel dadurch zu Stande, dass die Zellfäden der Pilze und Algen nach aussen hin dichter zusammentreten und auch wohl ganz untereinander verschmelzen. Bei den höher entwickelten Pflanzen dagegen ist es in der ersten Jugend der Pflanzentheile eine charakteristisch ausgebildete, meist nur eine Zellenschicht enthaltende Haut, die

Digitized by Google

§ 7. Oberhaut (Epidermis),

welche die Functionen des Hautgewebes allein verrichtet und dabei nur zuweilen durch ein darunter gelegenes Gewebe, das Hypoderma, unterstützt wird. Die Oberhaut besteht aus der äussersten Zellschicht, die nur selten durch tangentiale Zelltheilung zu einer mehrschichtigen Epidermis (Ficus, Begonia) wird.

Mit dem Wachsthume der Pflanzentheile nehmen die Zellen der Oberhaut, deren Vermehrungsfähigkeit durch Theilung eine beschränkte ist, in der Regel tafelförmige Gestalt an. Bei rundlichen Blättern erhalten auch die Epidermiszellen, indem ihr Wachsthum von der Entwicklung derselben abhängt, in der Flächenansicht eine mehr rundliche Gestalt, während sie bei länglichen

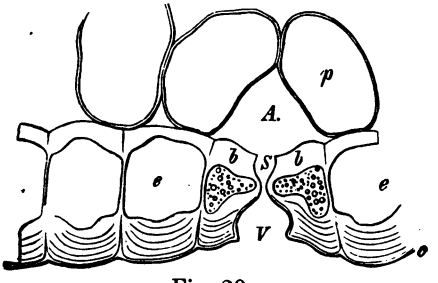


Fig. 29.

Querschnitt durch ein Blatt von Hyacinthus orientalis. c Cuticula. e. e. Epidermiszellen mit stark verdickter und verkorkter Aussenwand. V Vorhof zur Spaltöffnung S. A Athemhöhle. p Zellen des Blattparenchyms. b. b. Schliesszellen (Nach Sachs).

Blättern und in der Oberhaut der Stengel eine langgestreckte Form zu besitzen pflegen. Die Oberhautzellen Fig. 29 sind fast immer ohne Chlorophyllgehalt, zeigen vielmehr einen klaren Saft und nur bei submersen und manchen im Schatten wachsenden Pflanzen führen sie auch Blattgrün. Es unterliegt keinem Zweifel, dass sie direct bei der Wasserverdunstung betheiligt sind, und dass diese eine um so lebhaftere sein wird, je dünner die Aussenwandung derselben und je weniger sie verkorkt ist. Die Transpiration wird durch sie zwar nicht verhindert, aber doch sehr vermindert, indem sie lückenlos miteinander verbunden, auf der Aussenwand in der Regel stärker verdickt und hier auch mehr oder weniger cuticularisirt sind. Die äusserst feine Grenzschicht aller Epidermiszellen zeigt

Digitized by Google

sich am meisten mit Cutin durchsetzt und löst sich unter Umständen von der Oberhaut als ein zartes Häutchen, Cuticula oder Oberhäutchen genannt, ab.

Durch Ausscheidung feiner Körnchen oder Stäbchen von Wachs wird ihre Undurchlässigkeit für Wasser noch gesteigert. Reichliche Wachsabscheidungen geben sich als „Reif" auf den Früchten, Trieben und Blättern zu erkennen. Zarte, jugendliche Blätter und Triebe sind zunächst noch nicht verkorkt, und hängt auch der Grad der Verkorkung in hohem Grade von der Trockenheit der umgebenden Luft ab. In Feuchträumen oder in dumpfer Waldesluft erwachsene Pflanzen welken oder vertrocknen schnell, wenn sie plötzlich der Luft von normalem Wassergehalte ausgesetzt

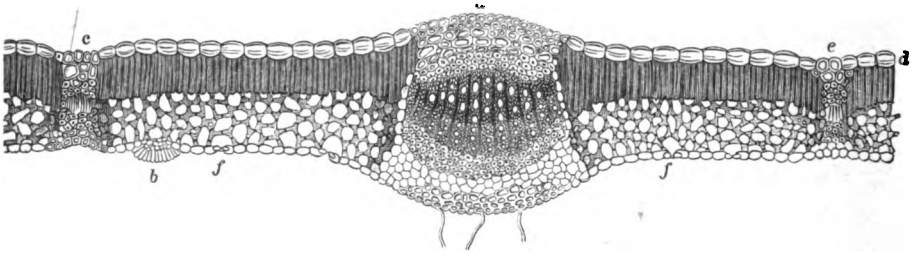


Fig. 30.

Querschnitt aus einem Birkenblatte. a grosse, c und e kleine Blattnerven. d Oberhautzellen der dem Lichte zugewendeten Blattfläche, darunter das Blattgrünhaltende Pallisadenparenchym der oberen Blatthälfte, während die untere durch lockeres Schwammparenchym ausgefüllt ist. f f Spaltöffnungen. b Blattdrüsse. T. H.

werden, und erklärt sich daraus der nachtheilige Einfluss plötzlicher Freistellungen auf Jungwüchse der Tannen, die im Schirme eines dichten Schutzbestandes erwachsen sind. Auch gegen andere äussere Einflüsse schützt die Verkorkung, so z. B. gegen Angriffe der Pilze. Die meisten parasitären Pilze können ihren Keimschlauch nur in die jungen noch nicht mit einer Cuticula versehenen Blätter einbohren. Der Wachsüberzug schützt die Blätter auch gegen das Nasswerden bei Regenwetter, durch welches ein schädliches Diffundiren des Zellinhaltes nach aussen herbeigeführt werden würde. Die Verdunstung erfolgt aber nur vielleicht zum geringeren Theile durch die Oberhaut selbst, die vielmehr die Aufgabe hat, das zarte Blattzellgewebe gegen Vertrocknen zu schützen, vielmehr ist es die Aufgabe der Spaltöffnungen, Stomata

Digitized by Google

Fig. 29 und 30 f, die Transpiration zu reguliren und dabei die Aufnahme und Ausscheidung der Kohlensäure und des Sauerstoffs der Luft zu ermöglichen. Diejenigen Blätter, welche eine ausgeprägte Ober- und Unterseite besitzen, zeigen auch in der Vertheilung der Organe eine wesentliche durch die Verschiedenheit der Lebensaufgaben bedingte Abweichung beider Blattseiten Fig. 30. Während die dem Lichte zugewandte Oberseite mit dichtstehenden Assimilationszellen ausgefüllt ist und keine Spaltöffnungen zeigt, ist die Unterseite mit zahlreichen Spaltöffnungen versehen, die durch die grossen Intercellularräume des Schwammparenchyms Zufuhr und Fortleitung der gasförmigen Stoffe zu jenen vermitteln.

Pflanzen, deren Blätter vermöge ihrer Gestalt und Stellung auf allen Seiten der Lichtwirkung ausgesetzt sind, zeigen auch die Spaltöffnungen allseitig. So zeigt die Tanne nur auf der Unterseite, Kiefer und Fichte auf allen Seiten des Blattes Spaltöffnungen und gleiches gilt für die meisten Monocotylen.

Schwimmende Blätter zeigen nur auf der Oberseite, untergetauchte Blätter sowie unterirdische Pflanzentheile sind ganz oder fast ganz frei von Spaltöffnungen und ächten Wurzeln fehlen sie wohl stets. An Blüthentheilen sind sie mehr oder weniger sparsam vertreten, häufiger an der Epidermis der oberirdischen Stengeltheile. Ihre Zahl ist eine sehr grosse und schwankt zwischen 40 und 700 per qmm, so dass sie trotz geringer Grösse einen sehr ausgiebigen Apparat der Pflanze darstellen. Die Anordnung ist eine sehr verschiedene. Wie Fig. 31 zeigt, fehlen sie auf denjenigen Theilen der Oberhaut, welche die Rippen und Nerven des Blattes bedecken. Im Uebrigen sind sie entweder gleichmässig vertheilt oder in Gruppen und Reihen stehend. Die Spaltöffnung (Fig. 29 und 32) ist ein Intercellularraum zwischen zwei nierenförmig gestalteten Zellen der Epidermis, die als Schliesszellen bezeichnet werden, weil sie befähigt sind, den zwischen ihnen liegenden Intercellularraum abwechselnd zu öffnen oder zu schliessen. Diese Fähigkeit steht in inniger Beziehung zu dem Chlorophyllgehalt derselben, durch den sie sich vor den anderen Epidermiszellen auszeichnen. Am Tage und bei genügender Wasserzufuhr aus dem Boden sind die Spalten meist offen, des Nachts dagegen, wenigstens bei vielen Pflanzen, geschlossen. Wir werden weiter unten sehen, dass die Pflanzen befähigt sind, bei mangelnder Wasserzufuhr ihre Transpiration

Digitized by Google

wesentlich zu vermindern, was darauf zurückzuführen ist, dass sie dann ihre Spalten schliessen. Der Schluss erfolgt dann, wenn der Turgor der Schliesszellen sich vermindert und sie durch den Druck der umgebenden Epidermiszellen (e, e. Fig. 29) zusammengepresst werden. Steigert sich der Turgor der assimilirenden Zellen, dann sind sie durch den Umstand, dass sie an beiden Enden mit einander verwachsen sind, genöthigt, sich zu krümmen und so den zwischen ihnen gelegenen Spalt zu öffnen. Die Functionen der Spaltöffnungen würden in hohem Grade geschädigt werden, wenn sie durch Wasser von aussen verschlossen würden. Dies zu verhindern, dient nicht allein der häufig auf der ganzen Blattfläche auftretende Wachsüberzug, sondern insbesondere auch eine körnige

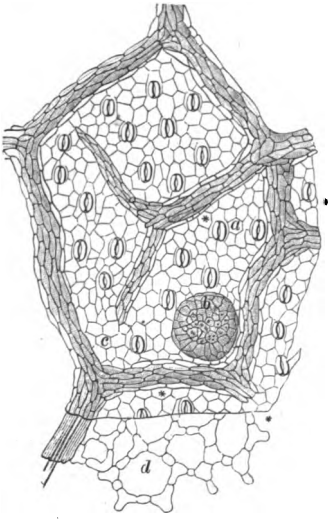


Fig. 31.
Vertheilung der Spaltöffnungen auf der Unterseite des Birkenblattes. b zeigt eine grosse Blattdrüse und bei d ist das sternförmige Schwammgewebe gezeichnet (T. H.)

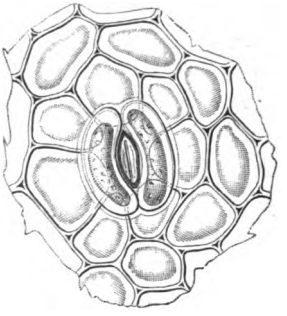


Fig. 32.
Eine einfache Spaltdrüse in der Aufsicht. (T. H.)

Wachsausscheidung, die sich an der Wandung des sogenannten Vorhofes (Fig. 29 V), z. B. sehr sichtbarlich bei der Kiefer, Fichte u. s. w., findet. Der Vorhof entsteht entweder dadurch, dass die Schliesszellen überhaupt tiefer in der Blattsubstanz versenkt liegen, als die anderen Epidermiszellen oder durch die in Fig. 29 gezeichnete Gestaltung der Schliesszellen selbst. Er fehlt auch oft ganz, ja die Schliesszellen treten zuweilen sogar über die Blattfläche hinaus. Durch den feinen Spaltraum gelangen die Gase zunächst in einen unmittelbar darunter gelegenen grossen Intercellularraum,

Digitized by Google

die Athemhöhle (Fig. 29 A), von der aus nach allen Richtungen grosse oder enge Intercellularräume zu den Blattzellen hinführen. Eine sehr häufig auftretende Modification der Spaltöffnungen sind die Wasserspalten, die am Blattrande, zumal an den Blattrandzähnen vieler Pflanzen vor der Endigung der Gefässbündel stehen, sich durch geringe Grösse, unbewegliche Schliesszellen und dadurch auszeichnen, dass ihre Athemhöhle immer mit Wasser erfüllt ist. Tritt bei reicher Wasserzufuhr vom Boden her und bei verminderter Transpiration, zumal in warmfeuchten Nächten, eine grosse Ueberfülle von Wasser in den Pflanzen ein, dann scheidet hier Wasser in Tropfenform, als „Thränen" aus und bildet eine Reihe dicht stehender Perlen am Blattrande. Selbst im Frühjahre beobachtet man zuweilen, dass Thränen zwischen den Knospenschuppen, z. B. der Heinbuche, reichlich hervortreten, wenn die Bedingungen für das bekannte Bluten der Bäume besonders günstig sind.

Die Oberhaut zeigt in sehr vielen Fällen Auswüchse einzelner Zellen oder ganzer Gruppen derselben, die als Haarbildungen bezeichnet werden Fig. 30.

Die Gestalt derselben ist eine unendlich mannigfaltige und oft für bestimmte Familien und Gattungen der Pflanzen charakteristische.

Sie können ein- oder vielzellig, faden-, schuppen- oder blasenförmig sein.

Ragen sie nur sehr wenig über die Oberhaut hervor, so nennt man sie auch Papillen. Solche kommen auf den Narben der Blüthen vor und geben den Blumenblättern den Sammetglanz.

Vom physiologischen Gesichtspunkte aus kann man einige Haarformen mit besonderen Namen belegen. Wurzelhaare sind die einfachen, zarthäutigen, ein oder wenige Millimeter langen Haare, die sich besonders auf trockenem Boden reichlich in geringer Entfernung von der Wurzelspitze da entwickeln, wo die Längsstreckung der Wurzel aufgehört hat. So lange noch eine solche stattfindet, würden Haare, die sich zwischen die umgebenden Erdtheilchen eindrängen, nothwendiger Weise wieder abreissen müssen. Die Wurzelhaare vergrössern die das Wasser und die gelösten Nährstoffe aufnehmende Wurzeloberfläche um das Vielfache, und indem die äusseren Schichten ihrer Wandungen verschleimen, besitzen sie die Fähigkeit, mit den feinsten Erdtheilchen

Digitized by Google

eng zu verwachsen, sie selbst völlig zu umschliessen, so dass eine Trennung davon unmöglich wird. Dadurch werden die Wurzelhaare befähigt, den feinsten Erdtheilen die von diesen festgehaltenen, aufgeschlossenen Nährstoffe zu entziehen, sowie durch die von dem Zellinneren ausgeschiedene Kohlensäure die feinen Mineraltheilchen zu zerlegen und damit die Nährstoffe aus ihnen aufzuschliessen. Die Wurzelhaare verschwinden in der Regel bald wieder, wobei die Entstehung der inneren Korkhaut die Hauptursache ist.

Als Wollhaare bezeichnet man die meist langen, dünnwandigen Haare, welche als Schutzmittel der jungen Blätter, Triebe und Knospen gegen äussere nachtheilige Einflüsse entweder nach Erfüllung dieses Zweckes, d. h. mit der Ausbildung der Blätter und dem Aufhören der Frühlingsfröste wieder verschwinden oder sich auf dem Pflanzentheile erhalten und diesem einen Schutz gegen Pilzangriffe, Insecten u. s. w. dauernd gewähren (Fig. 30 zeigt drei solcher Haare auf der Unterseite). Einen Schutz gegen Angriffe von Insecten, Schnecken u. s. w. gewähren auch die Borsten- und Stachelhaare, deren Wandungen oft stark verkieselt und verdickt sind, deren Inneres ausserdem in manchen Fällen mit einer ätzenden Flüssigkeit erfüllt ist, welche in Fleischwunden dringend, leichte Entzündungen veranlasst (Urtica). In vielen Fällen dienen die Stachelhaare auch als Kletterorgane (Galium Aparine), und sind dann wohl nach abwärts gerichtet. Als Drüsenhaare bezeichnet man vielgestaltete Haare oder schuppenförmige Gebilde (Fig. 30b und 31 b), welche zwischen Oberhäutchen und Wandung, oder bei vielzelligen Schuppenhaaren in Intercellularräume Secrete ausscheiden, in Oel, Harz, Gummi u. s. w. bestehend. Besonderes Interesse bieten solche Drüsenhaare, in deren Aussonderung sich peptonisirende, verdauende Stoffe befinden, welche thierische Substanzen auflösen und zur Ernährung der Pflanzen geeignet machen. Sie werden als Digestionshaare bezeichnet (Drosera).

Endlich mag auch noch darauf hingewiesen werden, dass viele Haarbildungen als Flugorgane den kleinen Sämereien und Früchten dienen.

Digitized by Google

§ 8. Das Hypoderma.

In vielen Fällen wird die Aufgabe der Oberhaut dadurch unterstützt, dass die unter ihr liegenden Zellen des Grundgewebes eine eigenartige Verdickung ihrer Wandungen erleiden und auch ihre Gestalt verändern.

Man bezeichnet solche Zellschichten, welche die mechanischen Aufgaben der Oberhaut unterstützen, insbesondere den Pflanzengeweben eine grössere Festigkeit ertheilen, als Hypoderma. Dasselbe besteht entweder aus sehr dickwandigen, den Bastfasern ähnlichen Sclerenchymfasern, oder die Zellen desselben zeigen eigenartig verdickte Wandungen von starker Lichtbrechung und Quellungsfähigkeit und werden Leimgewebe (Collenchym) genannt. (Fig. 33, siehe auch Fig. 35 e.)

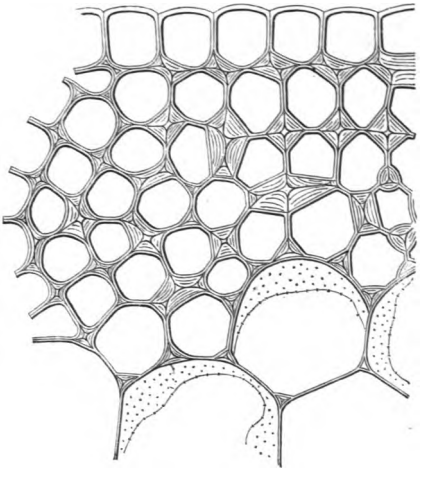


Fig. 33.
Collenchymgewebe unter der Epidermis. T. H.

§ 9. Die Korkhaut.

Die zarte Oberhaut ist nur für die Blätter und solche Stengeltheile, deren Lebensdauer ein oder wenige Jahre nicht überschreitet, eine genügende Schutzschicht gegen die äusseren nachtheiligen Einflüsse. Bei allen perennirenden Pflanzentheilen entsteht früher oder später eine Haut, welche nicht allein durch ihre grössere Dicke und durch anatomische und chemische Eigenthümlichkeiten, sondern auch durch die Befähigung einer steten Verjüngung von innen aus der Pflanze einen weit wirkungsvolleren Schutz zu gewähren im Stande ist als die Epidermis. Nur bei wenigen Holzarten erhält sich die Oberhaut eine längere Reihe von Jahren, so z. B. bei Viscum, Ilex, Sophora, Negundo. Bei Acer striatum bekommt die Aussenwandung der Epidermiszellen an solchen Stellen, an denen die Ausdehnung durch Wachsthum der darunter gelegenen Rinden-

Digitized by Google

gewebsschichten besonders stark ist, zahlreiche kleine Risse, die mit Wachsstäbchen sich ausfüllend die Entstehung blauweisser Streifen erklärt.

In der Regel entsteht schon im ersten oder zweiten Jahre, noch bevor die Oberhaut zerreisst, unter dieser die Korkhaut, das Periderma genannt.

Diese secundäre Gewebsschicht hat ihren Ursprung entweder in der Epidermis selbst (Fig. 34 1), oder in einer Rindenzellschicht, die unmittelbar unter den Epidermiszellen gelegen ist (Fig. 35), oder endlich einer tiefer im Inneren der Axe gelegenen Rindenzellschicht.

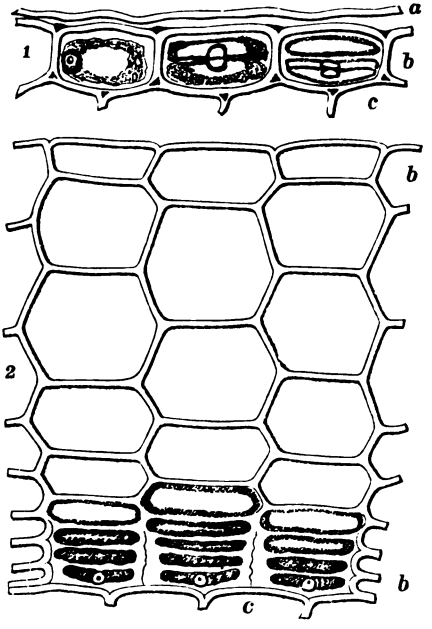


Fig. 34.

Bei 1 zeigt a die sich mit der Ausdehnung der Sprossaxe oft loslösende Cuticula. b zeigt die Epidermiszellen in der Theilung, wobei aber die radiale Streckung der Zellen in der Figur nicht angedeutet ist. c stellt die Aussenwände der äussersten Rindenzellen dar.
Bei 2 ist aus der Epidermis die Korkhaut b b entstanden. Die Zellen beim unteren b, in denen Zellkerne gezeichnet sind, stellen das Korkcambium dar. c die Rindenzellen. T. H.

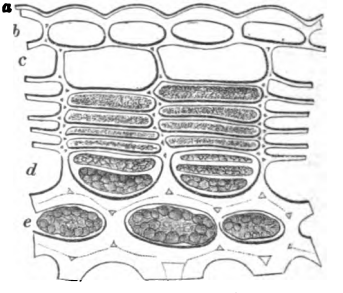


Fig. 35.

a zeigt die Cuticula. b die Epidermis mit verdickter Aussenwand. c die äussersten Korkzellen, die aus der unter der Epidermis gelegenen Rindenzellschicht hervorgegangen sind. Bei d findet sich das Korkcambium und das aus ihr nach innen abgeschnürte Phellodern mit Chlorophyllkörnern. e zeigt Collenchym. T. H.

Die Epidermiszellen oder Rindenzellen, in denen die Korkhaut entstehen soll, theilen sich in tangentialer Richtung, nachdem zuvor eine Streckung derselben in radialer Richtung stattgefunden

Digitized by Google

hat. In der Figur 34 ist dies nicht zum Ausdruck gebracht. Die äussere der dadurch entstandenen Tochterzellen stirbt bald ab, verkorkt und wird damit zur ersten, äusseren Zelle der neuentstehenden Korkhaut. Die innere Tochterzelle wird zur Korkmutterzelle und die Gesammtheit dieser Zellen im Umfange der Axe bildet die Phellogen- oder Korkcambiumschicht (Fig. 34 b b). Durch fortgesetzte Zelltheilung entstehen nach aussen, in demselben Radius gelegen, die Korkzellen, das sogen. Phellem, während in beschränktem Grade auch nach innen Tochterzellen abgeschnürt werden, welche eine Verdickung der grünen Rinde bilden und als Phelloderm bezeichnet werden (Fig. 35 und 37 d).

Während die nach aussen abgeschnürten Korkzellen sehr bald absterben und verkorken, bleiben selbstverständlich die Zellen des Phelloderm lebend, zeigen Chlorophyllkörner und dienen wohl immer in Gemeinschaft mit den daran stossenden Zellen der grünen Rinde zur Ernährung der Phellogenschicht. Die Zellen der Korkbildungsschicht erzeugen nicht allein in radialer Richtung Zellen, vielmehr in demselben Maasse, als die Sprossaxe an Umfang zunimmt, auch nach Bedarf neue Zellen in tangentialer Richtung.

Die Korkhäute der meisten Holzpflanzen bleiben ziemlich dünn und bestehen aus 2—20 im Radius angeordneten Korkzellen. Die ältesten, nach aussen gelegenen Zellen, die mit dem Dickenwachsthum der Axe in horizontaler Richtung ausgespannt werden, schülfern sich allmälig oder lösen sich in zarten Häutchen ab, während von der Phellogenschicht aus für sie Ersatz gebildet wird. Die Gestalt der Korkzellen, die lückenlos mit einander verbunden sind, ist eine kubische oder tafelförmige. Die ursprüngliche Gestalt erleidet oft eine Veränderung, indem durch den Druck der äusseren sowie der inneren lebenden Korkzellen die dazwischen gelegenen Zellen in der Richtung des Radius zusammengepresst werden und eine wellige Gestalt der Seitenwände erhalten.

Die Wandungsdicke ist sehr verschieden und giebt es Korkhäute, die nur aus zartwandigen Zellen bestehen (Quercus Suber), ferner solche, deren Zellen nur dickwandig sind (Fagus) und endlich solche, bei welchen dickwandige Korkzellen mit dünnwandigen schichtenweise abwechseln. (Geschichtete Korkhäute: Betula, Cerasus, Pinus etc.)

Digitized by Google

Die Wandung ist sehr oft nur theilweise verkorkt, d. h. die primäre Wandungsschicht zeigt Verholzung, die secundäre Wandung Verkorkung oder es ist überhaupt die ganze Wand nur verholzt. Nach dem Verschwinden des Plasmas und dem Absterben der Korkzellen findet sich in deren Innern nur Luft, oft aber auch farblose oder braun gefärbte Inhaltsstoffe, von denen das Betulin, ein harziger, feinkörniger Stoff durch die weisse Farbe der Birkenrinde bekannt ist. Dieser Stoff fehlt in den dünneren Zweigen der Birke, die desshalb nicht weiss gefärbt sind.

Bei den meisten Holzarten besitzt die Korkhaut nur geringe Mächtigkeit, seltener entwickelt sich das Korkgewebe zu sogenannten Korkkrusten, die nicht gleichmässig im Umfange des Zweiges entstehen, sondern zuerst nur stellenweise als unregelmässige Vorsprünge zum Vorschein kommen oder als scharfe Korkleisten an mehreren Stellen hervortreten (Evonymus, Ulmus suberosa, Acer campestre, Quercus Suber). Bei der Korkeiche kann diese Korkkruste, wenn sie nicht benutzt wird, an älteren Bäumen eine Stärke von 20 cm erreichen, ist aber durch unregelmässige Entwicklung vieler Nester dickwandiger Zellen (Steinzellennester) und zahlreiche Löcher von geringem technischen Werthe (männlicher Kork). Wo die Korknutzung stattfindet, wird etwa im 15. Lebensjahre des Baumes dieser Korkmantel abgeschält. Die neue Korkkruste, die sich dann bildet (weiblicher Kork), stellt einen geschlossenen Mantel dar, der etwa im 10—12 jährigen Umtriebe genutzt wird. Insoweit bei dem Abschälen die ursprüngliche Phellogenschicht verletzt wird oder verschwindet, entsteht in der verletzten Rinde sofort eine neue Korkbildungschicht.

Es ist natürlich, dass in allen Fällen, in denen die Korkschicht nicht unmittelbar in oder unter der Epidermis, sondern in einer tiefer gelegenen Gewebsschicht entsteht, die nach aussen gelegenen Gewebe alsbald vertrocknen müssen und oft stark zusammenschrumpfen. Dies tritt besonders deutlich an den feineren Wurzeln hervor, bei denen aus einer im Inneren gelegenen Zellschicht, der Endodermis, sich früher oder später eine Korkhaut entwickelt, die das Absterben des äusseren, saftreichen Wurzelparenchyms zur Folge hat. Die anfänglich dicken, weissen Wurzelenden (Krautsprossen, Saftwürzelchen) vermindern dadurch später ihren Durchmesser und bekleiden sich mit den braunen, zusammen-

Digitized by Google

geschrumpften Ueberresten der anfänglich saftreichen Aussenrinde. Damit hört naturgemäss auch die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme für sie ganz oder fast ganz auf, die immer nur auf diejenigen Wurzeltheile beschränkt ist, welche noch ohne Korkmantel sind.

Es giebt viele Bäume, deren Stämme bis zum höchsten Lebensalter hinauf lediglich durch eine sich stets von innen aus verjüngende Korkhaut bekleidet sind. (Fagus, Carpinus, Alnus incana etc.)

Zwischen die äusseren, sich abschülfernden Korkzellen dringen die Haftwürzelchen der Baumflechten und verstärken oft die Dicke dieser Hautschicht nicht unbedeutend. Je schneller der Zuwachs des Baumes ist, um so lebhafter ist auch der Regenerationsprocess in der Korkcambiumschicht, der dazu bestimmt ist, die mit der schnellen Umfangszunahme verknüpfte lebhafte Abschuppung der äusseren Korkzellen zu ersetzen. Es erklärt sich daraus die grössere Glätte der Rinde bei schnell wachsenden Bäumen, welche mit den äusseren Korkzellschichten auch den darauf haftenden Flechtenwuchs immer schnell wieder abstossen. Die Luftfeuchtigkeit hat selbstverständlich auf die Schnelligkeit des Flechtenwuchses ebenfalls grossen Einfluss. Selbst schon an jüngeren Zweigen kann man nachweisen, dass die der Sonne ausgesetzte Seite eine stärker entwickelte Korkhaut besitzt als die Schattenseite, und so zeigen auch Bäume, welche von Jugend auf im Freien erwachsen sind, ausgiebigere Korkhautbildung, als solche, die im dichten Waldesschatten erwachsen sind.

Bäume, deren Rinde nur durch eine zarte Korkhaut bedeckt ist, leiden dann, wenn sie aus geschlossenem Bestande freigestellt werden, sehr leicht an Sonnen- oder Rindenbrand, da die zart gebliebene Korkhaut keinen genügenden Schutz gegen die Folgen directer Insolation bildet. Das Rindenzellgewebe vertrocknet oder wird vielleicht auch durch Ueberhitzung getödtet.

§ 10. Die Borke.

Die weitaus meisten Baumarten bekleiden sich früher oder später mit einer Borke und erhalten dadurch einen Schutzmantel von viel grösserer Sicherheit, als es die doch meist dünn bleibende Korkhaut gewähren kann. Bei aller Mannigfaltigkeit der hier vorkommenden Bildungen kann man diese doch auf zwei Grundformen zurückführen, auf die Ringelborke und die Schuppenborke.

Digitized by Google

Bei solchen Holzarten, welche Ringelborke besitzen, wiederholt sich die Erzeugung eines zusammenhängenden Korkmantels nach kürzeren oder längeren Jahresperioden. Die Innenrinde (Siebhaut, Safthaut) verdickt sich alljährlich von dem Cambiummantel zwischen Holz und Rinde aus, indem sich, wie wir später sehen werden, jährlich eine neue Schicht der Innenseite der Rinde anlegt. In den äusseren, älteren Rindeschichten entsteht dann ein Korkmantel, welcher diese von den inneren Rindeschichten abgrenzt und das Absterben und Vertrocknen der ersteren zur Folge hat. Da nach dem Absterben eine weitere Ausdehnung der äusseren Schichten nicht mehr möglich ist, so platzen sie entweder in zahlreichen Rissen der Länge nach auf (Vitis, Potentilla, Juniperus etc.), oder es lösen sich die abgestorbenen Mäntel in grösseren papierartigen Fetzen von der inneren Rindeschicht ab (Spiraea opulifolia). Von der Beschaffenheit der Elementarorgane, aus denen die Basthaut zusammengesetzt ist, hängt es ab, ob diese Borke aus weichen, eng anliegenden Mänteln (Juniperus) oder aus faserigen, sich bei der Zersetzung des Weichbastes isolirenden und von der Unterlage ablösenden Schichten besteht (Vitis).

Häufiger als die Ringelborke tritt die Schuppenborke auf. Vom Bau derselben macht man sich am ersten eine Vorstellung, wenn man die Borke älterer Platanen, Eiben, Bergahorne betrachtet, oder auch die oberen Stammtheile der gemeinen Kiefer in's Auge fasst. Alljährlich lösen sich mehr oder minder grosse Rindeplatten von einigen Millimetern Dicke vom Stamm los, nachdem sich auf der Grenze der Schuppe und der bleibenden Rinde eine Korkschicht aus zartwandigen, leicht zerreissbaren Zellen gebildet hat. Bei den meisten Baumarten bestehen diese Korkschichten nicht aus dünnwandigen, sondern aus dickwandigen Zellen, welche die einzelnen Borkeschuppen fest mit einander verbinden, so dass sie sich mit dem Dickerwerden des Baumes nicht loslösen, sondern eine feste und dicke Borke bilden, die nur in einzelnen Längsrissen aufplatzt. Je lebhafter die Neubildung der Safthaut von innen aus stattfindet, um so dicker wird auch die Borke. An den Wurzeln der Bäume ist die Borkebildung naturgemäss eine sehr schwache, einmal weil sie hier unnöthig, dann aber auch desshalb, weil der Zuwachs der Wurzeln an sich ein geringer ist. Dazu kommt, dass die abgestorbenen Borketheile im feuchten, pilzreichen Boden

Digitized by Google

schneller verwesen. Bei der Kiefer (Fig. 36 und 37) bildet sich im unteren Stammtheile eine dicke Borke, deren Schuppen sich aber mit Gewalt von einander trennen lassen, da die Korkzonen aus abwechselnden Schichten von dick- und dünnwandigen Zellen zusammengesetzt sind. Im oberen Baumtheile springen die dünnen Borkeplatten von selbst ab.

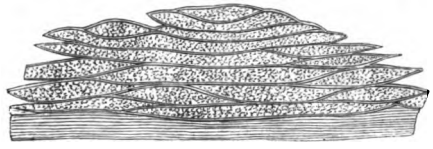


Fig. 36.

Querschnitt aus einem Borkerücken der Kiefer bis zur innern Grenze der lebenden Bastschichten.

Die Verschiedenheit der Borkebildung unserer Bäume erklärt sich einmal aus der Verschiedenheit im Bau der Korkschichten und zweitens aus der Beschaffenheit der Rindengewebe, welche von diesen Korkschichten eingeschlossen sind. Sehr dicke Korkschichten zeigt die Lärche, Kiefer, Birke, Feldahorn, Korkrüster, feine Korklagen besitzt die Eiche, Spitzahorn, Linde u. s. w. Die abgestorbenen Rindengewebe bestehen bei der Kiefer nur aus zarthäutigen Zellen und Siebröhren, enthalten bei der Linde, Rüster, viel Bastfasern, bei der Birke viele Steinzellennester.

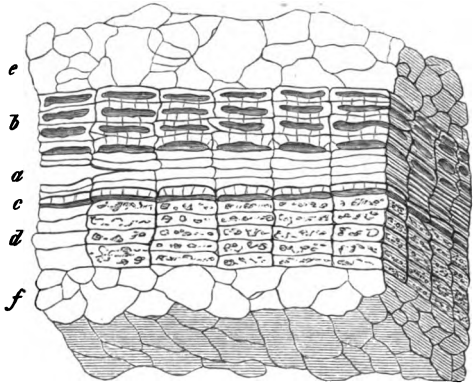


Fig. 37.

Eine die Borkeschuppen trennende Korkschicht stärker vergrössert. e und f sind die abgestorbenen, vorzugsweise aus grossen Bastparenchymzellen bestehenden Rindengewebe. b ist die äussere aus dickwandigen Korkzellen bestehende Schicht. a ist eine aus zartwandigen Korkzellen bestehende Schicht, die leicht zerreisst. c ist eine den Epidermiszellen ähnliche, nur in der Aussenwand verdickte Schicht. d ist das Phellodermgewebe.

§ 11. Lenticellen oder Korkwarzen.

Korkhaut und Borke dienen in erster Linie dazu, das Innere der Pflanze gegen aussen abzuschliessen, dieser Abschluss darf aber nicht ein so vollständiger sein, dass dadurch der Athmungsprocess der Bäume auf die mit Spaltöffnungen versehenen, von

Digitized by Google

einer Oberhaut bedeckten Theile der Pflanze beschränkt wird. Es finden sich desshalb sowohl im Periderm als in der Borke Athmungsorgane in Form von Korkwarzen.

Schon am zweijährigen, oft selbst am einjährigen Triebe erkennt man die meist heller als die Korkhaut gefärbten kleinen Korkwarzen in grosser Zahl auf der Oberfläche der Zweige zer-

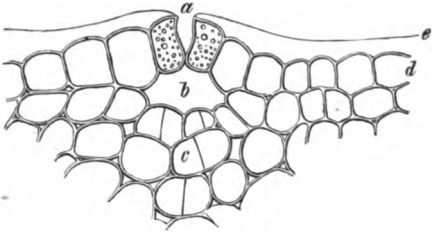


Fig. 38.

Anfang der Lenticellenbildung von einem Birkenzweige. a Spaltöffnung. b Athemhöhle. c Erste Anfänge der Theilungen, welche das Füllgewebe bilden. d Epidermiszelle. e Abgehobene Cuticula, unter welcher eine Secretbildung stattgefunden hat. (Nach de Bary.)

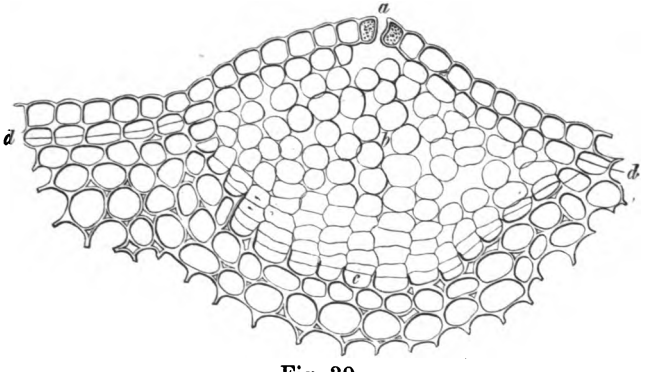


Fig. 39.

Fertige Lenticelle. a Spaltöffnung. b Intercellularräumen zwischen den Füllzellen. c Lenticellenphellogen. d Beginnende Peridermbildung. (Nach de Bary.)

streut an den Stellen sich bilden, wo in der Oberhaut sich Spaltöffnungen befinden Fig. 38 und 39.

Während die Korkhaut im Uebrigen aus lückenlos verbundenen Zellen besteht, zeigen die Zellen der Korkwarzen grosse Intercellularräume, die selbst zu einer völligen Isolirung derselben führen können, so dass diese Füllzellen zwischen sich mit Leich-

Digitized by Google

tigkeit ein Strömen der Luft von aussen nach innen und umgekehrt ermöglichen.

Zur Zeit der Vegetationsruhe wird bei manchen Pflanzen durch eine aus dem Korkwarzenphellogen hervorgehende Verschlussschicht, welche aus lückenlos verbundenen Zellen besteht, die offene Verbindung des Rindenparenchyms mit der umgebenden Luft abgeschlossen. Dieselbe wird nach dem Erwachen der Vegetation im Frühjahre durch neue Füllzellen, welche aus dem Phellogen entstehen, gesprengt. Das Füllzellgewebe zeigt lange Zeit Cellulosereaction und scheint auch in höherem Alter nicht zu verkorken, da es leicht Wasser aufnimmt, quillt und bei Regenwetter oder an im Wasser liegenden Stecklingen als weisse Masse aus den Korkwarzen hervorquillt. In der Regel ragt auch im trockenen Zustande das Gewebe der Lenticelle warzenartig über die Oberfläche hervor, während das Lenticellenphellogen meist etwas in das Rindenparenchym vertieft ist. Bei sehr dicken Korkschichten, z. B. dem Kork von Quercus Suber nehmen die Lenticellen die Form radialer Kanäle an, welche mit braunen, lockeren Füllzellen erfüllt sind, unter denen oft sogenannte Steinzellennester sich finden.

Die Gestalt und Grösse der Lenticellen ändert sich mit dem Wachsthum der Sprossaxe in der Regel und zwar entweder so, dass sie ihre rundliche Gestalt beibehalten und das Korkwarzenphellogen nur wenig im Umfange zunimmt, oder so, dass dasselbe in demselben Maasse an der Umfangzunahme des Sprosses durch Zellvermehrung theilnimmt, wie das Peridermphellogen. In diesem Falle nehmen sie die Gestalt horizontal verlaufender Striche an (Betula). Bei Pflanzen mit innerer Peridermbildung entstehen die Lenticellen unabhängig von den Spaltöffnungen in dem entstehenden Periderm und dasselbe gilt für die Pflanzen mit Ringelborke. Bäume, welche Schuppenborke erzeugen, bilden immer neue Lenticellen in den jüngsten Korkschichten. Werden die Korkschuppen alsbald abgestossen, dann finden sich die Lenticellen zerstreut auf den blossgelegten Flächen (Platanus), bleiben dagegen die Borkeschuppen fest vereinigt und reisst die Borke in Längsrissen auf, dann beschränkt sich die Lenticellenbildung auf den Grund der Längsrisse.

Dadurch wird auch den ältesten Baumtheilen das Athmen der lebenden Rinde ermöglicht.

Digitized by Google

Dem erleichterten Zutritte des Sauerstoffs der Luft ist es auch zuzuschreiben, dass gerade da, wo die Lenticellen sich befinden, im Inneren leicht Adventivwurzeln entstehen, die dann die Lenticellen zum Hervorbrechen benutzen, wie das an jedem Weidensteckling leicht zu beobachten ist.

§ 12. Wundkork.

Wird ein Zellgewebe so verletzt, dass die Luft directen Zutritt hat, so entsteht sehr bald in dem nicht beschädigten lebenden Zellgewebe nahe unter der Oberfläche eine Phellogenschicht, die durch ihre Zelltheilung eine Korkschicht erzeugt, welche den Schutz des blossgelegten Pflanzenkörpers gegen die äusseren Einflüsse übernimmt. Eine durchschnittene Kartoffel bekleidet sich auch im Keller sehr bald auf der Schnittfläche mit einer Korkhaut. Selbst in einem, etwa durch einen Insectenstich verletzten Blatte kann das gesunde Blattzellgewebe durch Kork gegen die getödteten Zellpartien sich schützen.

Wo in dem natürlichen Entwicklungsgange der Pflanze durch Abstossen von Pflanzentheilen Wunden entstehen, schützt sich die Pflanze schon vor Eintritt der Verwundung durch Entstehung einer innern Korkschicht. So ist ja im Allgemeinen die Borkebildung auf vorgängige Korkbildungen zurückzuführen, bei einzelnen Pflanzen werden aber auch grüne, scheinbar völlig gesunde ein- oder vieljährige Zweige abgestossen (Quercus, Populus, Taxodium distichum). Der Ablösung dieser Absprünge von dem Gewebe des Muttersprosses geht eine Korkbildung an der Trennungsfläche voran.

Gleiches gilt für die Mehrzahl der Holzpflanzen beim herbstlichen Blattabfall.

B. Das Strangsystem.

§ 13. Einfache und zusammengesetzte Stränge.

Da die Processe der Stoffwanderung auf diosmotischem Wege im Allgemeinen nur langsam vor sich gehen, bedarf die Pflanze, sobald der die Nahrung aufnehmende Theil derselben von dem die Nahrung assimilirenden durch grössere Gewebsmassen getrennt ist, besonderer Bewegungsbahnen, in denen der Transport von Wasser und anderen Stoffen durch zweckmässige Organisations-

Digitized by Google

eigenthümlichkeiten begünstigt wird. Es tritt auch noch eine weitere Aufgabe an die Gewebe der höher entwickelten Pflanzen, nämlich die Festigung derselben, behuf Aufbaues grösserer Massen.

Diese beiden Aufgaben oder eine derselben wird durch die Entwicklung strangartiger, vorwiegend aus langgestreckten und theilweise dickwandigen Zellen bestehender Gewebskörper erfüllt. Nach der Zusammensetzung der Stränge kann man einfache und zusammengesetzte unterscheiden. Die einfachen Stränge, die also nur aus einer Art von Elementarorganen bestehen, spielen vorwiegend eine mechanische Rolle und bestehen dann aus dickwandigen sclerenchymatischen oder collenchymatischen Organen, die nahe unter der Epidermis zur Unterstützung dieser oder zum Schutze darunter gelegener Gefässbündel der Blätter (siehe Fig. 30 bei a, c, e unten und oben) oder Sprossen dienen, in selteneren Fällen bestehen sie auch aus anderen Organen z. B. Siebröhren.

Die zusammengesetzten Stränge bestehen aus einer Mehrzahl verschiedener Elementarorgane, unter denen ächte Gefässe niemals fehlen, aus welchem Grunde man sie auch kurzweg Gefässbündel genannt hat.

Dieselben entstehen als anfänglich dünne Fäden aus dem Urgewebe der Vegetationsspitzen durch Umwandlung der Urmeristemzellen zunächst in sich langstreckende, noch theilungsfähige sogenannte Procambialzellen, aus deren weiterer Umbildung die Dauerzellen verschiedener Art hervorgehen, die weiter unten näher beschrieben werden sollen. In den Wurzeln verläuft eine Mehrzahl solcher Stränge nebeneinander und vereint sich zu einem axilen Strange, an den sich die Stränge der später entstehenden Seitenwurzeln anlegen. An den Sprossaxen mit ihren Blattausscheidungen nehmen die Gefässbündel einen andern Verlauf. Die nahe der Vegetationsspitze immer auf's neue aus dem Urmeristem hervorgehenden Stränge biegen nach oben in die gleichzeitig entstehenden Blattausscheidungen ein und wachsen mit der Ausbildung der jungen Blätter in diese hinein, verästeln sich in der Blattfläche und bilden die Blattrippen und Nerven. Die Zahl der Gefässbündel, welche aus der Sprossaxe in das Blatt einbiegen, erkennt man an der Blattstielnarbe, welche am Stengel nach Entfernung des Blattes zurückbleibt. In selteneren Fällen biegt nur ein oder eine geringe Zahl von Gefässbündeln in das Blatt aus,

Digitized by Google

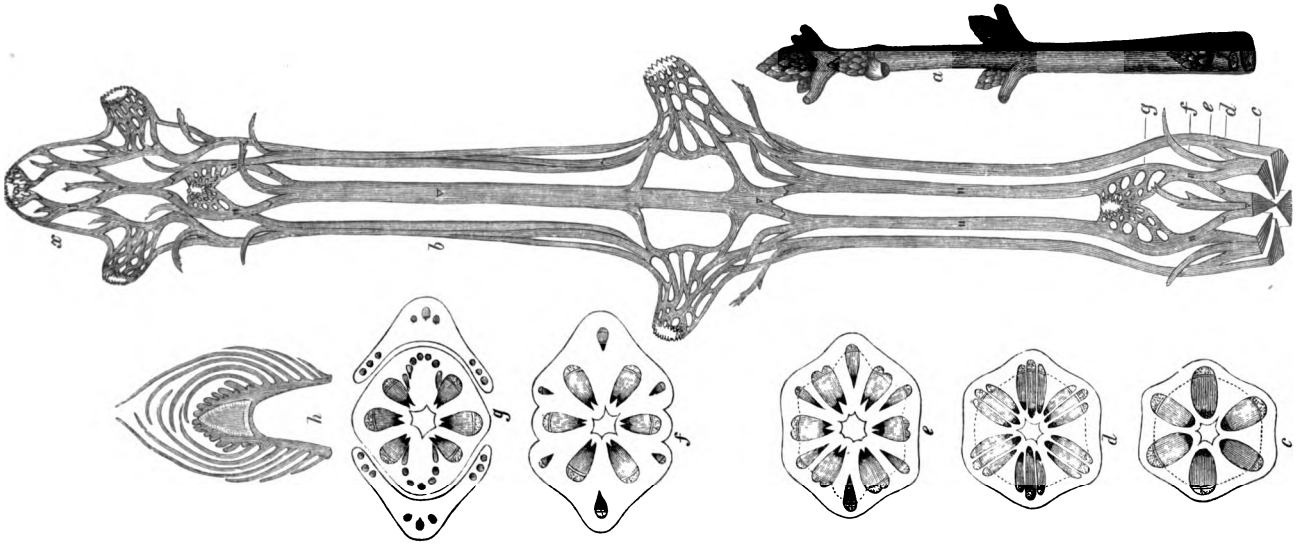


Fig. 40.

a Spitze eines Zweiges von Atragene alpina. b Skelett desselben aus dem Holztheile der Gefässbündel durch Maceration gewonnen. b ein Internodien aus 6 Bündeln bestehend wie c im Durchschnitte. h die junge Knospe mit Blattausscheidungen, in denen die Stränge noch als Procambialstränge enthalten sind. g zeigt den Querschnitt durch Stengel und Blattstiel aus den an der Skelettfigur markirten Stelle. Die Blattspurstränge jedes Blattes sind in 9 Stränge zertheilt. Bei f sind drei einfache Blattspuren im Gewebe der Sprossaxe eingeschlossen, stehen aber noch ausserhalb des Kreises. Bei e und d treten dieselben in den Gefässbündelkreis ein und verschmelzen mit den benachbarten Bündeln.

Digitized by Google

meist ist deren Zahl eine grössere. Man hat diese Gefässbündel auch wohl Blattspurstränge genannt. Während dieselben von dem Orte der Entstehung aus nach oben in die Blätter ausbiegend sich verlängern, erfolgt auch eine Verlängerung derselben in der Sprossaxe selbst nach abwärts und hier legen sich die Endigungen schliesslich irgendwo seitlich an ältere Blattspurstränge an, die einem tiefer stehenden Blatte angehören, so dass alle Gefässbündel untereinander innig verwachsen sind (Fig. 40). Seltener kommen auch sogenannte stammeigene Stränge vor, die mit ihrem oberen Ende nicht in die Blätter ausbiegen, sondern hinter der sich durch Zelltheilung verlängernden Vegetationsspitze nachwachsen.

Die ursprünglich ungemein zarten fadenförmigen Gefässbündel, die nur bei den Farren von Anfang an eine grössere bandartige Gestalt haben, verlängern sich mit der Entwicklung und Streckung von Spross und Axe, zeigen aber gleichzeitig eine Dickenzunahme, indem ihre Procambialzellen durch Zelltheilung sich noch längere Zeit vermehren, bevor sie sämmtlich oder mit Ausnahme einer zarten Schicht (Cambium) zu Dauerzellen sich umwandeln. Wir werden später sehen, wie durch nachträgliches Dickenwachsthum derselben sich bei den dicotylen und gymnospermen Holzpflanzen aus ihnen ein von einer Rinde umgebener solider Holzkörper entwickelt.

Bei annuellen Pflanzen oder Pflanzentheilen sind die Gefässbündel in der Regel durch lockere Zellgewebe so weit von einander getrennt, dass nach Entfernung der letzteren und der weichen Bestandtheile der Gefässbündel der harte verholzte Theil in Form eines Gefässbündelskelettes den Verlauf der einzelnen Bündel deutlich erkennen lässt (Fig. 40).

Die Umwandlung der Procambialstränge in Gefässbündel erfolgt unter gleichzeitiger Verdickung durch Zelltheilung der Procambialzellen nicht etwa gleichmässig im ganzen Querschnitte des Stranges, sondern geht von bestimmten Punkten aus. Bei den Gefässbündeln der Dicotylen und Gymnospermen, die bekanntlich von Anfang an in gleicher Entfernung von der Mittelaxe der Sprosse entstehen, beginnt die Umwandlung ziemlich gleichzeitig an den beiden entgegengesetzten Polen derselben, d. h. bei den der Mittelaxe zunächst stehenden Organen und denen, welche dem Umfange des Sprosses am nächsten gelegen sind. Die Um-

Digitized by Google

wandlung von ersterem Punkt aus erfolgt in centrifugaler Richtung und entstehen daraus die Organe des Holzkörpers, welche der Leitung des Wassers und der Nährstoffe nach oben dienen. Die vom letzteren Ausgangspunkte in centripetaler Richtung sich bildenden Dauerzellen stellen den Basttheil des Gefässbündels dar, in welchem die organischen Bildungsstoffe im Wesentlichen nach abwärts geleitet werden. Solche Gefässbündel, bei denen sämmtliche Procambialzellen in Holz und Bast umgewandelt werden, heissen geschlossene. Sie sind nicht allein für die Gefässkryptogamen und Monocotylen charakteristisch, sondern sie kommen auch vielfach bei den Dicotylen und Gymnospermen vor. So sind z. B. die Gefässbündel der Blätter wohl in den meisten Fällen geschlossen oder wenn sie noch Ueberreste cambialer Zellen führen, so sind diese doch nicht mehr im Stande, die Gefässbündel durch Zelltheilungsprocesse zu verdicken. In Figur 40 f zeigen die ausbiegenden Bündel nur Holz und Bast, die im Kreise stehenden Bündel der Axe zwischen Holz und Bast eine feine Cambialschicht.

Im Gegensatze hierzu stehen die offenen, noch verdickungsfähigen Gefässbündel, bei denen zwichen Holz- und Basttheil eine dünne Schicht theilungsfähiger Procambialzellen sich erhält, die dann in dieser Lage als Cambiumzellen bezeichnet werden.

Durch fortgesetzte Theilungsthätigkeit dieser Zellschicht in derselben oder in späteren Vegetationsperioden verdickt sich einerseits der Holzkörper, andererseits der Basttheil der Gefässbündel, und werden wir im nächsten Abschnitte sehen, wie hierdurch sich die zarten Sprosse der perennirenden Holzgewächse zu gewaltigen Bäumen verdicken können. Nicht immer ist die Stellung des Holztheiles (Xylem) und des Basttheiles (Phloem) im Gefässbündel die vorbeschriebene (collaterale). Es kommt vielmehr, wenn auch seltener (Cucurbitaceen, Solaneen) vor, dass sich der Innenseite des Holztheiles also nahe der Sprossaxenmitte ein Strang von Bastorganen vorlagert, so dass ein Abwärtswandern von Bildungsstoffen auch nach Entfernung der äusseren Basttheile (durch Ringelung) vom Holze erfolgen kann (bicollaterale Gefässbündel). Bei Kryptogamen und vielen Monocotylen zeigen die Gefässbündel eine concentrische Lagerung, d. h. der Holztheil oder Basttheil befindet sich in der Mitte und der andere Gewebstheil ist um ersteren gelagert. Bei den Wurzeln endlich sind Holz- und Bast-

Digitized by Google

theil von einander getrennt, so dass die Basttheile immer zwischen den Holztheilen gelagert sind. (Radiale Stränge.)

Die Gefässbündel umschliessen sehr verschiedenartige Elementarorgane, die im Allgemeinen im Basttheile dünnwandig, nicht verholzt, mit lebendem Protoplasma und Zellsaft versehen sind, dagegen im Holztheile meist dickwandig, verholzt und zum überwiegenden Theile ohne Protoplasma d. h. abgestorben sind. Dass im Basttheile auch dickwandige, oft verholzte Organe, im Holztheile dagegen auch lebende Zellen auftreten, beeinträchtigt diesen allgemeinen Charakter nicht wesentlich.

§ 14. Organe des Holztheiles.

1. Gefässe, Holzgefässe (Tracheen).

Wir verstehen darunter Zellfusionen, welche aus dem cambialen Zustande durch Verschmelzung übereinanderstehender Cambialzellen entstanden sind. Die geraden oder schrägen Querwände, welche die übereinanderstehenden Zellen (Glieder) (Figur 41 a und b) ursprünglich von einander trennen, sind entweder fast vollständig mit Ausschluss eines feinen Ringes am Rande der Längswände aufgelöst, was besonders bei den horizontalen oder nur wenig geneigten Querwänden der Fall zu sein pflegt (Figur 41 a 59 p), oder sie sind leiterförmig durchbrochen (sehr schräg stehende Querwände) (Figur 41 b). Zwischen beiden Durchbrechungsarten, die an demselben Gliede eines Gefässes d. h. oben und unten auftreten können, kommen Uebergänge oft genug vor. Die einzelnen Glieder des Gefässes haben entweder cylindrische oder prismatische oder tonnenförmige Gestalt und eine sehr verschiedene Länge. Diejenigen Gefässe, die sich schon im Knospenzustande der Organe als erste aus den Procambialsträngen ausscheiden, müssen ohne weitere Theilung ihrer Glieder die ganze Streckung der Sprossaxe mitmachen, sind desshalb von bedeutender Länge und findet man desshalb bei ihnen (den Ring- und Spiralgefässen) nur selten die Stellen, wo die Endigungen der Glieder an einander grenzen. Dagegen zeigen die Glieder derjenigen Gefässe, die sich erst nach Beendigung des Längenwachsthums eines Sprosses aus dem Cambium bilden, eine Länge, welche die der Cambialzellen nicht wesentlich überschreitet. Die Länge der ganzen Gefässe entspricht der Länge

Digitized by Google

der Pflanze selbst, welche diese zur Zeit der Entstehung des Gefässes besass, d. h. die Gefässe bilden offene Röhren, welche von den Wurzeln bis zu den Blättern ohne Unterbrechung verlaufen. Die meist dünnen und verholzten Seitenwände der Gefässe sind geeignet zur schnellen Aufnahme und Abgabe des Wassers. Die sich zuerst aus den Procambialsträngen der Wurzel und Knospenspitze, der Blätter und Blüthen entwickelnden Gefässe haben in erster Linie die Leitung des Wassers zu vermitteln, d. h. sie nehmen aus dem Wurzelparenchym das Wasser auf, geben es weiter nach oben an die Leitungsorgane des secundären Holzes, d. h. der jüngsten Jahresringe ab und diese führen es den letzten Auszweigungen der Blattspurstränge, d. h. den feinen, die Nervatur des Blattes bildenden Strängen zu. Diese wiederum geben ihr Wasser an das Blattparenchym ab, welches die Verdunstung in die Intercellularräume und von hier durch die Athemhöhle und die Spaltöffnungen nach aussen vermittelt. Offenbar kommt es bei diesen an das Parenchym der Wurzel, der Knospenspitze und der Blätter direct anstossenden Leitungsorganen darauf an, dass Aufnahme und Abgabe von Wasser möglichst erleichtert wird durch Zartwandig-

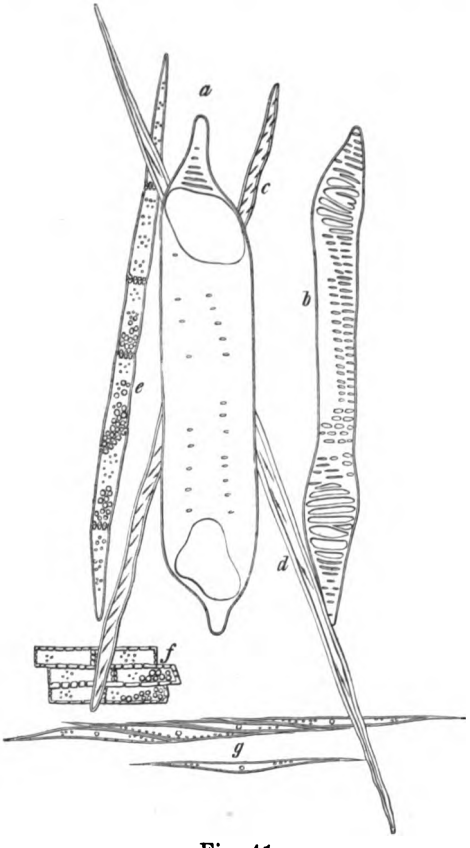


Fig. 41.

Elementarorgane der Rothbuche im macerirten Zustande. a Glied eines grossen Gefässes. b Glied eines kleinen Gefässes mit leiterförmig durchbrochenen Querwänden. c Tracheide mit spaltenförmigen Tipfelkanälen deren Linsenräume nicht deutlich zu erkennen sind in Folge der Maceration. d Sclerenchymfaser. e Strangparenchym. f Strahlenparenchym aus schmalem Markstrahl. g Strahlenparenchym aus breitem Markstrahl. $^{100}/_{1}$.

Digitized by Google

keit derselben, und so sehen wir denn in der That den grössten Theil der Wandung dieser Gefässe von äusserster Zartheit, so dass sich dieselben den Zellwänden der angrenzenden Parenchymzellen unmittelbar anlegen und ihnen Wasser abgeben können. Wie wir später sehen werden, spielt bei der Wasserbewegung im Holz die Verdünnung der in den leitenden Organen befindlichen Luft eine wesentliche Rolle und es würde die bedeutende Luftverdünnung im Innern der zarthäutigen Gefässe ein Collabiren derselben nothwendigerweise zur Folge haben, wenn nicht die zarte Haut mit ring- oder spiralförmigen, auch netz- oder leiterförmigen Ver-

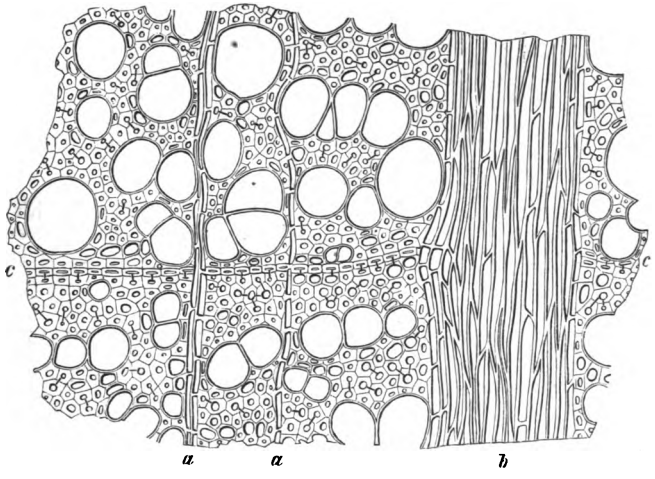


Fig. 42.

Querschnitt durch Holz der Rothbuche. a kleiner, b grosser Markstrahl. c Jahrringsgrenze. $^{100}/_{1}$.

dickungen versehen wäre. Die darnach benannten Ring-, Spiral-, Netz- oder Treppengefässe, finden wir nur an den vorbezeichneten Orten und in den Sprossaxen älterer Baumtheile nur im innersten d. h. dem zuerst gebildeten Theile des Holzkörpers, nämlich in der an die Markröhre angrenzenden Markkrone. Die später, d. h. aus dem Cambium der Gefässbündel sich bildenden Gefässe zeigen nur zahlreiche Hoftipfel, durch die sie in genügendem Maasse unter sich und mit den angrenzenden der Leitung dienenden Organen in Verbindung stehen. (Figur 41 a, b.) Sie werden getipfelte oder punktirte Gefässe, auch schlechtweg Holzröhren genannt. Die

Digitized by Google

Wandungen dieser Gefässe zeigen ausser den Tipfeln, deren Gestalt von der Beschaffenheit der Nachbarorgane, mit denen sie correspondiren, abhängt, auch die Sculpturen der Wandungen der angrenzenden Organe.

Die Weite der Gefässe ist eine sehr verschiedene. Die zuerst entstandenen Ring- und Spiralgefässe zeigen in der Regel eine sehr geringe Weite, da sie, im Procambium entstanden, ihr späteres Wachsthum vorzugsweise der Längsausdehnung zugewendet haben.

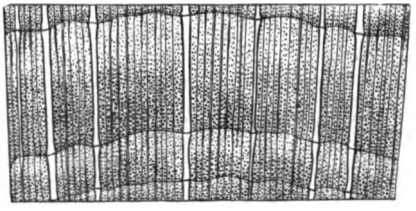


Fig. 43.

Querschnitt durch Rothbuchenholz $^5/_1$. Die innere Hälfte des Ringes zeigt zahlreichere und auch etwas grössere Gefässse, als die äussere Hälfte, ohne dass ein scharf hervortretender Frühjahrsporenkreis zu erkennen wäre.

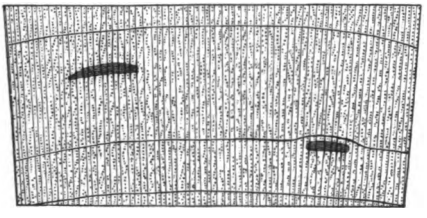


Fig. 44.

Querschnitt durch Birkenholz. $^5/_1$.

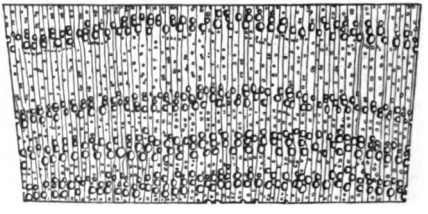


Fig. 45.

Eschenholz im Querschnitt. $^5/_1$.

Die später entstandenen Gefässe sind fast immer weitlumiger als die anderen Organe des Holztheiles, so dass man sie im Querschnitt sofort hieran erkennt, ja in der Regel schon mit unbewaffnetem Auge als Poren unterscheiden kann. (Figur 42.)

In dem zuerst gebildeten Holze jedes Jahrringes erreichen sie in sehr vielen Fällen eine erheblichere Weite, als in den später entstehenden Theilen desselben und da sie ausserdem auch sehr oft im Frühjahrsholze zahlreicher auftreten, als im Sommerholz, so bildet sich eine schon mit unbewaffnetem Auge deutlich erkenn-

Digitized by Google

bare Abgrenzung der einzelnen Jahresringe. (Figur 43.) Bei fast allen deutschen Kernholzbäumen, deren Wasserleitung auf eine schmale Splintschicht beschränkt ist, zeigt sich eine für die Wasserleitung besonders geeignete Frühjahrsschicht mit sehr grossen und dicht stehenden Gefässen (Figur 45), während bei den Splintbäumen die Gefässe im Jahresringe an Grösse und Zahl mehr gleichmässig vertheilt sind. (Figur 44.) Die Stellung der Gefässe ist abgesehen von dem Frühlingsporenkreise entweder eine gleichmässig vertheilte, so dass die Gefässe sämmtlich vereinzelt zwischen den anderen Organen stehen (Figur 45), oder es treten 2—10 zu Gruppen und Streifen zusammen. Diese bilden dann oftmals radiale Züge, die sich auch wohl nach der Herbstgrenze des Ringes mehrfach gabeln (Figur 46), oder sie treten zu peripherisch ver-

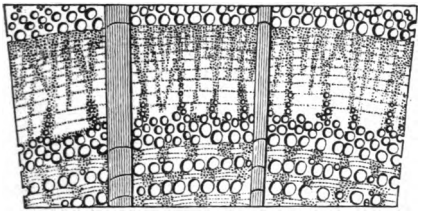


Fig. 46.
Eichenholzquerschnitt.
5/1.

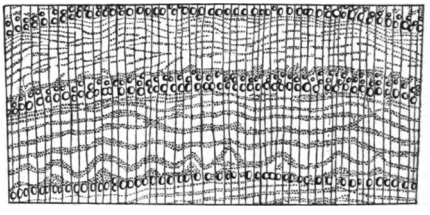


Fig. 47.
Rüsternholzquerschnitt.
oben: Ulm. suberosa, unten: Ulmus effusa.

laufenden Wellenlinien zusammen (Figur 47). Grösse und Vertheilung der Gefässe im Jahresringe bieten treffliche Anhaltspunkte zur Charakterisirung der verschiedenen Holzarten. Bei den Gymnospermen beschränkt sich das Vorkommen der Gefässe auf die Ring- und Spiralgefässe im innersten Theile der Gefässbündel, also auf die Umgebung der Markröhre. Der Inhalt der Gefässe ist nach dem frühzeitigen Verschwinden des Protoplasmas Wasser und Luft, so dass beides miteinander abwechselt. Erst im Kernholzzustande verschwindet das Wasser in vielen Fällen. Die Luftblasen befinden sich im laublosen Zustande der Bäume besonders im Frühjahre oft in einem Zustande der Compression, d. h. einer Dichtigkeit, welche die der atmosphärischen Luft übersteigt, in welchem Falle nach Verletzungen das Wasser und die Luftblasen aus den geöffneten Gefässen der Wunde hinausgepresst werden. Zur Zeit lebhafterer Transpiration dagegen zeigen die Luftblasen oft sehr stark

Digitized by Google

verdünnte Luft. Nach Verletzungen tritt dann die dichtere atmosphärische Luft mit grosser Vehemenz in die geöffneten Gefässe ein und drängt das darin enthaltene Wasser in die entfernteren Pflanzentheile hinein, so dass man früher der irrigen Ansicht war, dass die Gefässe im Sommer nur Luft führten.

Bei gewissen Pflanzen finden sich in den Gefässen auch harzige oder gerbstoffreiche Secrete oder sie führen gefärbte Milchsäfte. Im Kernholz der Bäume ist auch oft reichliches Holzgummi in ihnen zu finden.

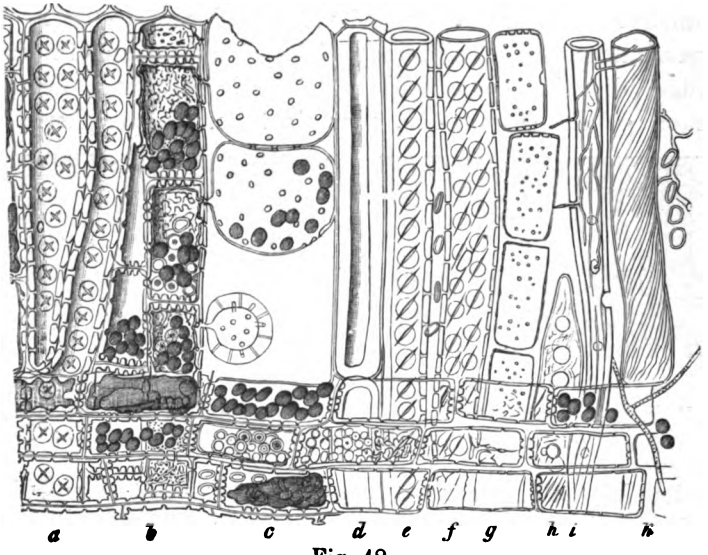


Fig. 48.

Die Organe des Eichenholzes von a nach k in verschiedenen Stadien der Auflösnng begriffen. a Gesunde Tracheiden. b Strangparenchym mit Stärkemehl, von dem einige Körner schon in Auflösung. c Gefäss mit Thyllen, von denen die untere sehr dickwandig, die mittlere mit Stärkekörnern versehen ist. d Sclerenchymfaser. e f Tracheiden isolirt durch Auflösung des Holzgummi und der Primärwandung. Zwischen ihnen liegen die verdickten Schliessplatten der Hoftipfel. g Strangparenchymzellen isolirt. h Tracheide in völliger Auflösung. i Sclerenchymfaser stark zersetzt mit Pilzfäden. k Tracheide in Spiralen zerfallend. Im unteren Theile der Figur zeigt sich die Auflösung der Markstrahlzellen mit Inhalt.

Nach Verletzungen der Gefässe, ebenso wie im Kernholze vieler Bäume und Sträucher treten in deren Innern Füllzellen (Thyllen) auf, welche dieselben ganz oder theilweise verstopfen. Wahrscheinlich wirkt ein gesteigerter Sauerstoffzutritt anregend auf die Pro-

Digitized by Google

cesse des Stoffwechsels in den an die Gefässe angrenzenden Parenchymzellen, die nun durch die Tipfel hindurch sich sackartig in das Gefässlumen erweitern. Diese Füllzellen sind meist zarthäutig, oft aber auch dickwandig und bilden deutliche Tipfel, wo sich die Wände zweier Thyllen berühren (Fig. 48c). Zuweilen findet man in ihnen auch Stärkemehlkörner, als Beweis, dass sie an den Functionen der Parenchymzellen, von denen sie gebildet wurden, in beschränktem Grade theilnehmen.

2. Das Holzprosenchym (Fig. 41 c, d) dient vermöge seiner oft sehr dicken Wandungen der mechanischen Festigung des Pflanzenkörpers, betheiligt sich aber zugleich auch an der Wasserleitung nach oben. Die Organe sind langgestreckt, allseitig oder keilförmig zugespitzt, völlig geschlossen und verholzt, in der Regel ohne Protoplasmaleib. Man unterscheidet mehrere Formen.

a) Tracheiden Fig. 48a. 49. Dieselben sind durch Hoftipfel ausgezeichnet und zuweilen von den kleineren getipfelten Gefässen schwer zu unterscheiden. Charakteristisch für sie ist der vollständige Abschluss eines jeden Organs durch die Schliesshäute der Tipfel. Sie enthalten im Innern Wasser und Luft und betheiligen sich besonders an der Hebung des Wassers.

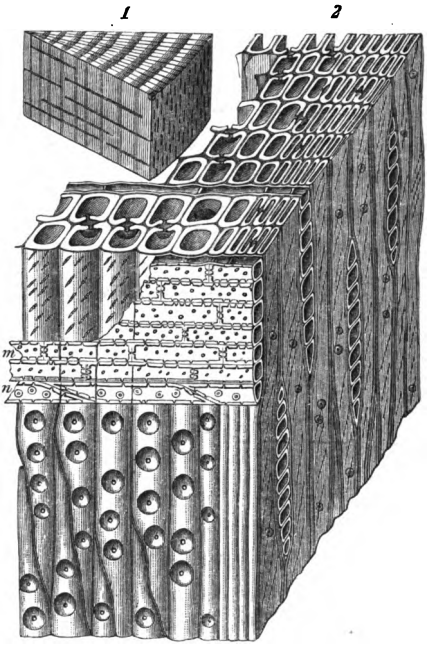


Fig. 49.

Fichtenholz 100fach vergrössert zeigt die Tracheiden, von Markstrahlen in horizontaler Richtung durchsetzt. Diese bestehen aus einfach getipfelten Parenchymzellen m und liegenden Tracheiden mit Hoftipfeln n.

Bei Betrachtung ihrer Gestalt erscheint es zweckmässig, die Tracheiden des Nadelholzes und Laubholzes zu unterscheiden. Der Holzkörper der Nadelhölzer, welcher bekanntlich Ring- und Spiral-

Digitized by Google

gefässe nur nahe der Markröhre besitzt, besteht fast ausschliesslich aus Tracheiden, welche so angeordnet sind, dass sie in ziemlich regelmässigen radialen Reihen und zwar in jedem Radius fast gleich hoch stehen, da sie ja Nachkommen einer und derselben Cambialfaser sind Fig. 49. Die benachbarten Tracheiden verschiedener Radien stehen aber in ungleicher Höhe, so dass im Tangentialschnitte die Endigungen der einzelnen Tracheiden in ganz regelloser Weise in-

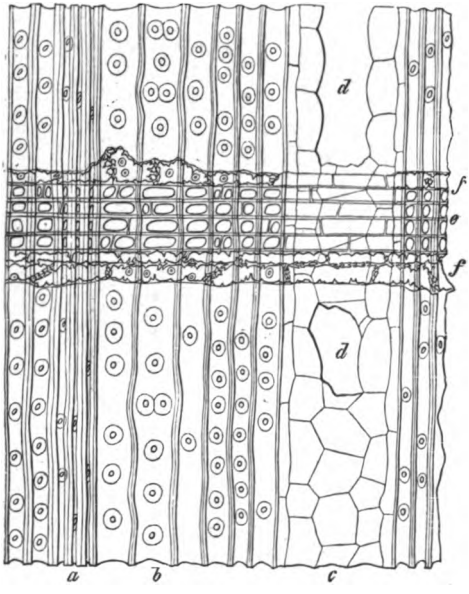


Fig. 50.

Kiefernholz mit Harzkanal. Im Markstrahl bestehen die oberen und unteren Reihen aus Tracheiden mit zackig verdickten Wandungen und Hoftipfeln f f, die inneren Reihen bestehen aus Parenchym mit grossen augenförmigen Tipfeln. Die letzten Tracheiden des Jahrringes a zeigen nur kleine Hoftipfel an den Radialwänden, die ersten Frühjahrstracheiden b zeigen grosse Hoftipfel. Der Harzkanal d ist mit zarthäutigen Parenchymzellen c ausgekleidet. $^{100}/_{1}$.

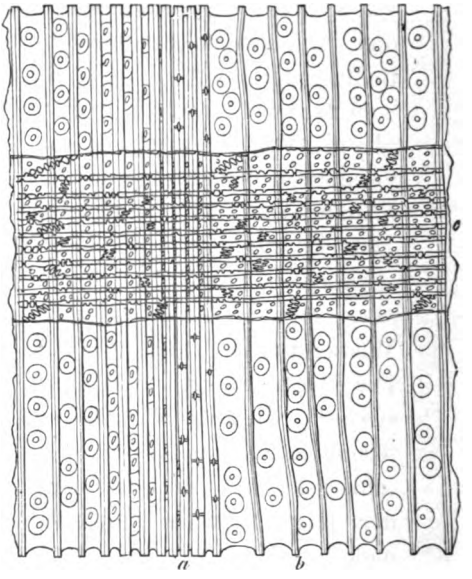


Fig. 51.

Tannenholz. Im Herbstholz a stehen zahlreiche kleine Hoftipfel auf den Tangentialwänden, im Frühlingsholz b stehen nur grosse Hoftipfel auf den Radialwänden.
Die Markstrahlen c bestehen nur aus Parenchym mit einfachen Tipfeln.

einander greifen. Offenbar wird hierdurch die Festigkeit des Gefüges wesentlich gesteigert. Die Enden sind keilförmig zugespitzt, so dass die Breitseite in der Richtung des Radius, die scharf zugespitzte Seite in der Richtung der Tangente gelegen ist. Die Hoftipfel stehen fast ausschliesslich auf den Radialwänden der Organe, in Folge dessen die Wasser-

Digitized by Google

bewegung in peripherischer Richtung sehr leicht, in radialer Richtung sehr schwer erfolgt. Bei der Kiefer (Fig. 50) wird die Wasserbewegung von innen nach aussen und umgekehrt durch die Tracheiden der Markstrahlen allein vermittelt, bei der Tanne (Fig. 51), Fichte (Fig. 49) und Lärche zeigen die letzten Tracheiden jedes Jahrringes zahlreiche, kleine Hoftipfel auf den Tangentialwänden, wodurch offenbar eine Zuleitung von Wasser aus dem letzten Jahresringe zu dem Cambium in hohem Grade gefördert wird. Bei der Tanne (Fig. 51) zumal, deren Markstrahlen nur aus Parenchymzellen bestehen, würde die Cambialregion bei Beginn der Jahresringbildung grosse Wassernoth leiden, da die dicken, verholzten Wandungen der letzten an sie angrenzenden Tracheiden ohne diese Tipfel fast kein Wasser abgeben würden.

Die Hoftipfel stehen meist in einer einfachen Reihe übereinander, bei dünnwandigen und weitlumigen Tracheiden (zumal des Wurzelholzes) haben aber auch wohl zwei Tipfelreihen neben einander Platz.

Im Frühjahre entstehen weitlumige, dünnwandige Tra-

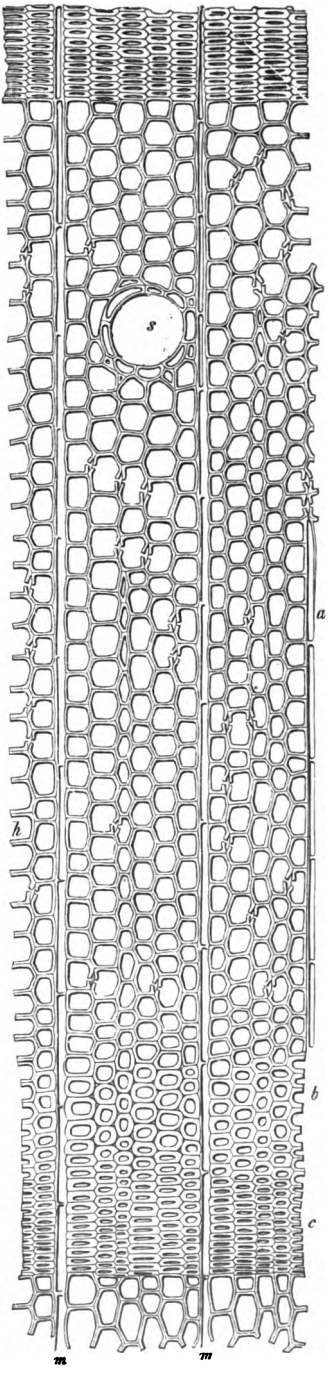


Fig. 52.
Querschnitt durch das Holz einer Fichte, welche im Freien erwachsen ist. Die weitlumige dünnwandige Region a überwiegt im Vergleich zur dickwandigen Rundfaserschicht b und Breitfaserschicht c.

Digitized by Google

cheiden, die durch ihren grossen Innenraum besonders geeignet sind, reichliche Wassermengen aufwärts zu leiten. Sie vertreten gleichsam den Frühjahrsporenkreis der Laubholzbäume. Je grösser die Nadelmenge eines Baumes und damit die Verdunstung desselben ist, um so mehr überwiegt im Jahresringe die Region der dünnwandigen und weitlumigen Rundfasern (Fig. 52 a).

Mit der Zunahme der Ernährung des Cambiums durch reichlichere Assimilation an langen, warmen Tagen steigert sich die Dickwandigkeit der Tracheiden, ohne dass zunächst der Querschnitt

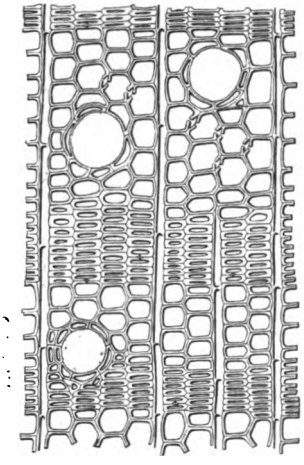


Fig. 53.
Querschnitt durch schlecht ernährtes Fichtenholz, bei welchem die dickwandigen Rundfasern ganz fehlen. $^{100}/_{1}$.

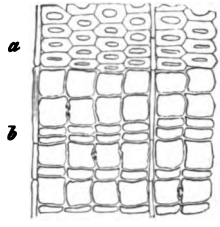


Fig. 54.
Querschnitt durch das Holz einer Kiefer, welche geringelt worden war. a zeigt die letzten Breitfasern des normalen Jahrringes. b zeigt 3 Jahrringe, welche so schlecht ernährt wurden, dass alle Wände zart geblieben sind und nur 1—2 Rundfasern und ebensoviel Breitfasern entstanden. $^{100}/_{1}$.

der Organe, der mehr oder weniger isodiametrisch ist, sich ändert (Fig. 52 b). Diese, wie die dünnwandigen Frühjahrstracheiden werden auch Rundfasern genannt. Bei schlecht ernährten Bäumen unterbleibt die Ausbildung der dickwandigen Rundfasern (Fig. 53).

Gegen die Grenze des Jahrringes vermindert sich der radiale Durchmesser der Tracheiden mehr oder weniger und werden so gestaltete Organe als Breitfasern bezeichnet, wenngleich selbstverständlich die absolute Breite der Organe dieselbe bleibt, da alle Organe in demselben Radius stehen. Bei gut ernährten Bäumen haben auch die Breitfasern dicke Wandungen (Fig. 54 a), bei schlecht

Digitized by Google

ernährten Bäumen ist ihre Wandung ebenso dünn, wie die der Frühlingstracheiden. Bei sehr engen Ringen besteht der ganze Ring oft nur aus einer zarthäutigen Rundfaser und einer ebensolchen Breitfaser (Fig. 54 b).

Beim Laubholz stehen die Tracheiden meist in nächster Nähe er Gefässe, von Holzparenchym umgeben (Fig. 48 a. e. f.). Ihre Hoftipfel stehen auf allen Seiten und findet desshalb auch eine Wasserbewegung gleichmässig leicht in tangentialer und radialer Richtung hin statt. Ihre Enden schieben sich in der Regel nicht keilförmig, sondern allseitig gleichmässig zugespitzt (Fig. 41 c) zwischen die Nachbarorgane ein. Da bei den Laubholzbäumen nur die letzten Organe des Jahrringes in radialer Richtung verkürzt sind (Fig. 42 c), so finden sich Breitfasern nur dann, wenn zufällig Tracheiden zu den letzten Organen des Sommerholzes im Jahresringe zählen.

b) Libriform- oder Sclerenchymfasern unterscheiden sich von den Tracheiden, zu denen mancherlei Uebergänge vorkommen, die es sehr schwer erscheinen lassen, eine scharfe Grenze zu ziehen, durch das Fehlen oder durch die auffallend geringe Zahl sehr kleiner Tipfel (Fig. 41 d, 48 d, i). Diese sind zwar in der Regel auch Hoftipfel mit minimalem Linsenraum, doch kommen auch einfache, meist spaltenförmige Tipfel bei ihnen vor. Die Wandungen sind meist so dick, dass das Lumen auf einen sehr engen Kanal beschränkt ist. Sie dienen desshalb auch wohl vorzugsweise oder allein der Festigung des Pflanzenkörpers, treten seltener schon im Frühjahrsholze, in der Regel erst im Sommerholze auf, welches in der besten Jahreszeit gebildet wird, nachdem der Bedarf leitungsfähigen Holzes in der Hauptsache befriedigt worden ist. Je mehr diese dickwandigen Fasern im Holze die andern Elementarorgane überwiegen, um so fester und schwerer ist dasselbe.

c) Faserzellen sind solche, nur gewissen Holzarten eigenthümliche prosenchymatische Organe, die zwar ihrer Gestalt nach den vorigen ähnlich, aber durch protoplasmatischen Inhalt von ihnen verschieden sind. Sie führen oftmals auch Stärkemehl, dienen somit als Reservestoffbehälter der Pflanze. Zuweilen ist ihr Innenraum durch dünne Querwände in mehrere Zellen getheilt, in welchem Falle sie gefächerte Faserzellen genannt werden.

Digitized by Google

3. Das Holzparenchym

bildet denjenigen Bestandtheil des Holzkörpers, welcher zur Ablagerung von Reservestoffen für eine kürzere oder längere Periode dient. Es ist wahrscheinlich, dass dasselbe auch in gewisser Weise bei der Wasserbewegung sich betheiligt. Die Zellen dieser Gewebsart sind wenigstens im jüngeren (Splint) Holze lebend und enthalten neben dem Protoplasma oftmals Stärkemehl und andere Stoffe.

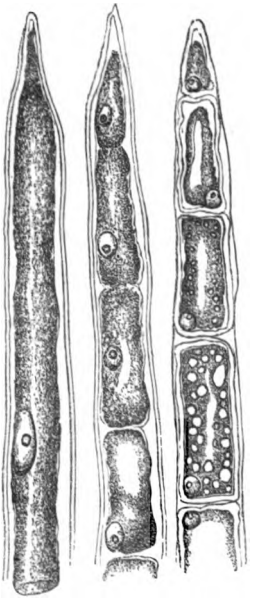


Fig. 55.
Entstehung des Strangparenchyms aus den Cambialfasern durch horizontale Zellwandbildung (T. H.).

Die Parenchymzellen des Holzes treten in zweifach verschiedener Lagerung auf. Einestheils entstehen sie aus den Cambialfasern, die durch Bildung horizontaler Querwände in eine Reihe axil übereinanderstehender Zellen zerfallen, die aber von der gemeinsamen Wandung der Cambialfasern umschlossen sind und auch durch Zuspitzung der im oberen und unteren Theile der Cambialfasern liegenden Parenchymzellen ihre Entstehungsart zu erkennen geben (Fig. 55). Dieses Parenchym wird als Strangparenchym (Zellfasern) Fig. 41 e bezeichnet. In der Richtung des Stranges zeigen die Parenchymzellen eine grössere Länge, ihre Tipfel sind einfach, oft stehen sie gruppenweise zusammen; grenzt eine Parenchymzelle an ein Gefäss oder an eine Tracheide, so entsprechen deren Hoftipfeln grosse einfache Tipfel in der Wand der Parenchymzelle. Die Wandungen sind verholzt, von der Dicke der dünnwandigen Tracheiden (Fig. 48 b, g). Das Strangparenchym steht vorzugsweise in der nächsten Umgebung der Gefässe und Tracheiden, kommt aber häufig auch unabhängig von jenen in unregelmässig peripherisch verlaufenden, meist nur eine Zelle breiten unterbrochenen Schichten zwischen den anderen Organen des Jahrringes vor (Fig. 56 i. i), in welchem man sie mit unbewaffnetem Auge als feine peripherische Wellenlinien zu erkennen vermag.

Digitized by Google

Bei den Nadelholzbäumen fehlt es zuweilen ganz (Taxus) oder es tritt nur in der Umgebung des Harzkanals (Fig. 52 s) auf oder es findet sich zerstreut zwischen den Tracheiden (Cupressineen).

Vom Strangparenchym unterscheidet sich das Strahlenparenchym (Fig. 56 b. c). Seine Zellen stellen liegendes oder mauerförmiges Parenchym dar, d. h. die Zellen haben ihre grössere Längsaxe in horizontaler Richtung liegen, zeigen aber sonst gleiche Gestalt und

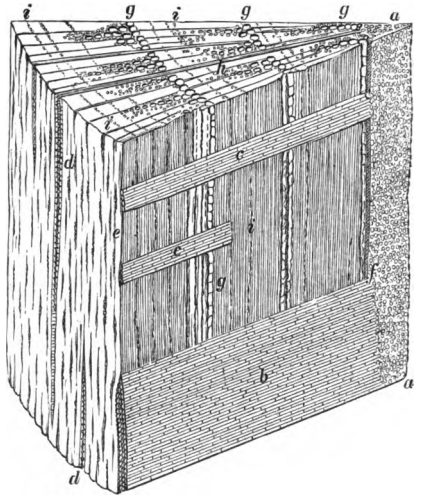


Fig. 56.

Ein Stück Eichenholz von 3 jährigem Triebe. a Markröhre. b grosser primärer Markstrahl. c kleiner primärer Markstrahl. c weiter unten kleiner sekundärer Strahl. d Grosser Strahl in Tangentialansicht. e Kleine Strahlen in Tangentialansicht. f Spiral und Ringgefässe. g g Frühlingsporenkreise. h Radial angeordnete Gefässe. i i Strangparenchym in peripherischen Linien angeordnet.

gleichen Inhalt, wie die Zellen des Strangparenchyms (Fig. 48, 49). Eine sehr interessante Abweichung von der normalen Form der Markstrahlzellen zeigen die mittleren Partien der breiten Markstrahlen des Rothbuchenholzes, indem jede Zelle lang fadenförmig nach beiden Seiten zugespitzt ist (Fig. 41 g, 42 b). Dass die Markstrahlen bei vielen Nadelholzbäumen nicht allein aus Parenchym, sondern auch aus Tracheiden zusammengesetzt sind, wurde schon oben erwähnt.

Digitized by Google

Das auch als Markstrahlgewebe bezeichnete den Holz- und Rindenkörper durchsetzende Strahlenparenchym bildet radial verlaufende, von der Markröhre aus beginnende, oder erst in mehr oder weniger grosser Entfernung von derselben im Holzkörper auftretende Bänder parallel verlaufender Zellreihen, denen die vorgenannten Organe des Holzkörpers seitlich ausweichen, so dass sie, wie Fig. 49 und 56 veranschaulicht, spindelförmige Räume zwischen den langgestreckten Organen der Gefässbündel ausfüllen. Während sie im Radialschnitte als mehr oder weniger hohe Bänder (Spiegel) erscheinen, füllen sie im Tangentialschnitte schmal spindelförmige Maschen aus und im Hirnschnitte verlaufen sie als feine oder gröbere radiale Linien von innen nach aussen. Einzelne wenige Markstrahlen (Fig. 56 b) verlaufen von dem Markkörper aus bis zur Rinde und werden als primäre oder auch als Mark-Rindestrahlen bezeichnet. In jedem neuen Jahrringe entstehen zahlreiche neue Markstrahlen, die auch nicht bis zu der eigentlichen Rinde reichen, sondern den Holzkörper durchziehend innerhalb der secundären Rinde oder Basthaut endigen. Sie heissen secundäre Markstrahlen und unterscheiden sich von den ersteren weder durch Grösse noch durch inneren Bau. Nach der Anzahl, der Breite und Höhe der Markstrahlen kommen grosse Verschiedenheiten vor, welche bei der Charakterisirung der Holzarten nach makroskopischen Kennzeichen vortreffliche Dienste leisten. Es giebt Holzarten, deren Markstrahlen so klein sind, dass sie mit unbewaffnetem Auge, ja selbst bei schwachen Vergrösserungen noch nicht erkennbar sind, so z. B. Pappel, Weide, Buchsbaum u. s. w., während bei der Eiche die Spiegel bis zu Handbreit hoch werden. Sie sind entweder nur aus einer Reihe übereinanderstehender Zellen gebildet, wie z. B. in Fig. 49 und in Fig. 42 a, oder sie sind sehr breit, aus zahlreichen, nebeneinanderstehenden Parenchymzellen bestehend (Fig. 42 b). Bei derselben Holzart, so z. B. der Rothbuche und Eiche können breite und schmale Markstrahlen nebeneinander auftreten (Fig. 43, 46, 56). Breite Markstrahlen entstehen zuweilen dadurch, dass innerhalb eines radialen Zuges viele feine Markstrahlen dicht nebeneinander verlaufen und durch Verdrängen der Gefässe im Holze eine abweichende Färbung und andern Glanz hervorrufen z. B. Fig. 57.

Bei einer Reihe von Holzarten tritt mit grosser Regelmässigkeit wenigstens an jungen Stämmen eine Erscheinung auf, welche

Digitized by Google

als Markflecke, Zellgänge u. s. w. bezeichnet worden ist (Fig. 44, 57). Im Querschnitte als peripherisch verlaufende längliche Flecke mitten im Jahresringe bald mehr nach innen, bald mehr nach aussen gelegen, erscheinen sie in der Wölbfläche oder Tangentialansicht als mehrfach sich verästelnde breite Gänge, die mit den Larvengängen mancher Insecten, insbesondere der Buprestiden Aehnlichkeit haben. In der Radialansicht sind es schmale Längsstreifen. Sie sind mit Parenchym angefüllt, welches dem Markzellgewebe ähnlich ist und erscheinen sehr oft braun gefärbt. Es sind Larvengänge einer Mückenart, die im Cambialgewebe frisst, und die sich sofort wieder mit Parenchym ausfüllen.

Die Bedeutung der Markstrahlen liegt theils in der Aufspeicherung von Reservestoffen, theils in der Leitung von Säften

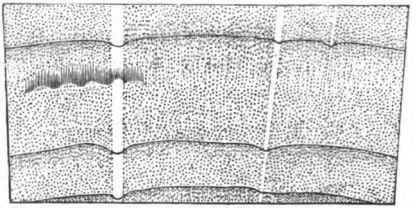


Fig. 57.
Querschnitt durch Erlenholz. Feine Markstrahlen nicht erkennbar. Grosse Scheinmarkstrahlen. Markfleck.

in horizontaler Richtung und endlich wahrscheinlich auch in der Betheiligung bei den Processen der Wasserhebung. Bei solchen Pflanzentheilen, deren Aufgabe im Wesentlichen die Aufspeicherung von Reservestoffen ist, z. B. bei den Knollen der Kartoffel, fleischigen Wurzeln etc., überwiegt Strang- und Strahlenparenchym durch üppige Wucherung alle anderen Gewebsarten so, dass diese fast verschwinden. Zugleich bleiben die Zellwände sehr zart und verholzen nicht.

§ 15. Organe des Basttheiles.

Im Basttheile der Gefässbündel finden wir, wie im Holztheile drei wesentlich verschiedene Gewebeformen.

1. Die Siebröhren oder Bastgefässe (Fig. 58 a und b) entstehen wie die Gefässe des Holzes aus Längsreihen von Cambialfasern, deren Querwände aber durch die schon vorher beschriebenen

Digitized by Google

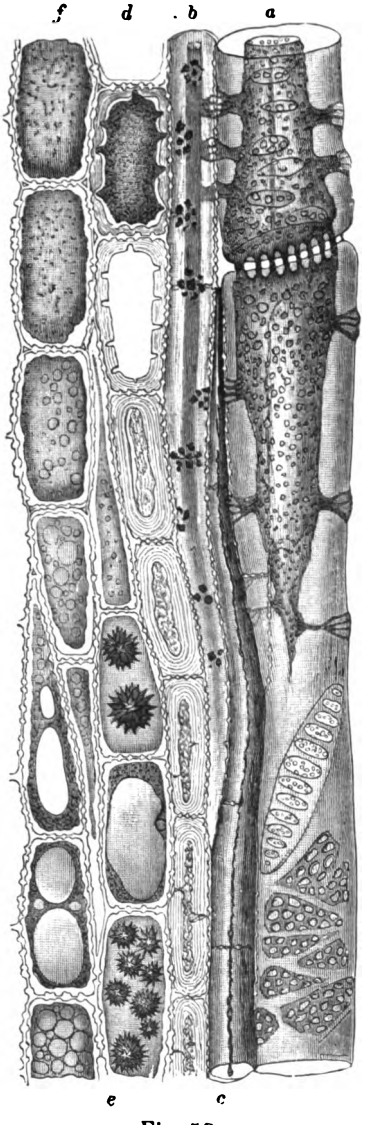


Fig. 58.

Organe aus dem Bastgewebe der Populus serotina. a grosse, b enge Siebröhre. c Bastfaser. d Bastparenchym mit Steinzellen. e Bastparenchym mit Krystallschläuchen. f Bastparenchym mit dünnen Zellwänden und Protoplasmainhalt. T. H.

Siebtipfel wenigstens zur Vegetationszeit in offener Verbindung untereinander stehen. Die einzelnen Zellen, aus denen die Siebröhre entsteht und besteht, können ebenfalls als Glieder bezeichnet werden. An den Querwänden stehen die Siebporen zu Siebplatten gedrängt zusammen, an den Seitenwänden, wo solche an andere Siebröhren grenzen, werden sie als Siebfelder bezeichnet.

Die Weite der Siebröhren übertrifft die der parenchymatischen Organe des Bastes nicht oder doch nicht so bedeutend, dass man sie etwa schon makroskopisch wahrnehmen könnte. Auch bezüglich der Wandungsdicke unterscheiden sie sich nicht von den dünnwandigen, aus Cellulose bestehenden Wandungen der Parenchymzellen. Der Inhalt derselben ist reich an Eiweissstoffen, ein oftmals mit zahlreichen kleinen Stärkekörnern versehenes Protoplasma umhüllt eine aus eiweissartiger Substanz bestehende Schleimmasse, welche auch durch die Siebtipfel hindurch sich fortsetzt. Unmittelbar an die Siebröhren angrenzend finden sich meist eigenartig ausgebildete Parenchymzellen, welche als Geleitzellen bezeichnet worden sind.

Digitized by Google

Die Siebröhren stehen entweder in peripherisch verlaufenden Schichten oder einzeln oder gruppenweise vertheilt zwischen den anderen Organen der Basthaut, fehlen aber niemals (Fig. 59 s r). Ihre physiologische Aufgabe besteht, wie es scheint, wesentlich in der Leitung der Proteinsubstanzen, die durch die Siebtipfel hindurch können, ohne zuvor in Asparagin d. h. in eine diffusible Verbindung umgewandelt zu werden. In ihnen entstehen wahrscheinlich auch die stickstoffhaltigen Verbindungen, indem die Kohlenhydrate Stickstoff und Schwefel aus den anorganischen Nährstoffen aufnehmen und dabei den überflüssig werdenden Kalk als oxalsaure Kalkkrystalle in den benachbarten Zellen oder Schläuchen ablagern (Fig. 58 e, 59 k r). Der Umstand, dass die Bildungsstoffe fast nur in der Längsaxe der Siebröhren sich fortzubewegen vermögen und nur sehr langsam und schwierig auch eine seitliche Richtung verfolgen, hängt wohl mit der Wanderungsfähigkeit des Eiweisses durch die offenen Siebtipfel zusammen. Etwas abweichend von den Laubholzsiebröhren sind die Siebröhren der Nadelhölzer gestaltet, indem sie ähnlich den Tracheiden des Holzkörpers in radialen Reihen geordnet mit ihrem keilförmigen Ende weit in einander greifen und sowohl an den schrägen Endflächen wie auch an den Seitenwänden eine oder zwei Reihen von Siebplatten zeigen. Jede Platte zerfällt durch ein gitterförmiges Netz in eine grössere Anzahl von Siebtipfeln, die zahlreiche, sehr kleine Poren haben.

2. Die Bastfasern (Sclerenchymfasern) fehlen manchen Holzarten z. B. der Kiefer vollständig, haben offenbar im Wesentlichen nur eine mechanische Rolle im Gewebe des Bastes zu spielen und sind dem entsprechend durch grosse Dickwandigkeit bei minimalem Lumen ausgezeichnet (Fig. 58 c, 59 bf). In vielen Fällen ist die Wandung derselben auch verholzt. Sie gleichen überhaupt den Sclerenchymfasern des Holzkörpers in hohem Grade, haben einen meist ziemlich regelmässig sechseckigen Querschnitt und sind beiderseits lang und scharf zugespitzt. In seltenen Fällen z. B. bei Larix sind sie stark verästelt und greifen mit ihren regellos verlaufenden Enden zwischen die Zellen der benachbarten Gewebe ein. Tipfelbildung ist sparsam und dann spaltenförmig, wobei die Wandung dann sehr oft eine deutliche Streifung erkennen lässt. Sie stehen entweder regellos zerstreut (Larix) oder in durch ihre Farblosigkeit

Digitized by Google

und Helligkeit auffälligen Bündeln vereint (Fig. 59 sch), oder in regelmässigen (Juniperus) oder häufig unterbrochenen peripherischen Schichten (Tilia) angeordnet (Fig. 59 b f).

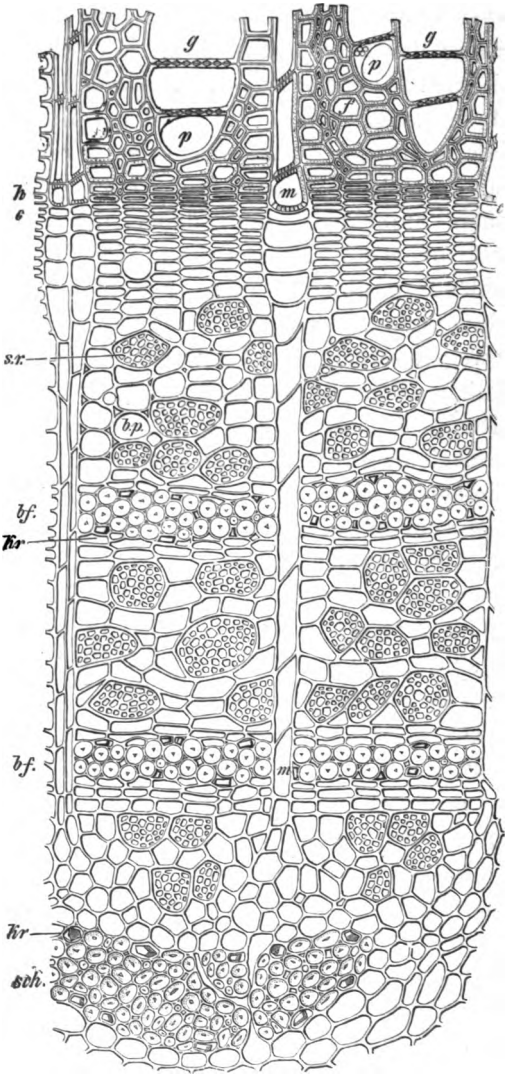


Fig. 59.

Querschnitt aus Holz und Bast der Populus serotina. h die Breitfaserschicht der Jahrringsgrenze. g Holzgefässe. p Runde Poren in den Querwänden der Gefässe. m m Markstrahlen. c Cambialzone. s r Siebröhren. b p Bastparenchym. b f Schicht von Bastfasern. sch Gefässbündelscheide. k r Krystallschläuche mit Krystallen. $^{300}/_{1}$.

Der protoplasmatische Zellinhalt ist in der Figur nicht gezeichnet. T. H.

3. Das Bastparenchym. Das Bastparenchym bildet in der Regel den überwiegenden Bestandtheil des Bastes. Es entsteht aus den Cambialfasern durch Theilung derselben in eine Reihe über-

Digitized by Google

einanderstehender Zellen mit dünner, aus Cellulose bestehender Wandung, deren Protoplasma im Winter oft reichlich Reservestärke, im Sommer oftmals transitorische Stärke führt (Fig. 58).

Sehr oft findet sich in ihnen auch oxalsaurer Kalk ausgeschieden und ein mehr oder weniger grosser Theil der Parenchymzellen verliert später den Zellencharakter, um sich in Schläuche umzuwandeln, die Krystalle (Fig. 58 c, 59 kr), Gerbstoffe, Gummi u. s. w. enthalten.

Einzelne oder zu grösseren Gruppen vereinte Zellen werden so dickwandig, dass das Lumen fast verschwindet (Fig. 58 d); es entstehen dadurch die Steinzellennester, welche die Rinde oft so hart machen, dass sie kaum mit dem Messer zu bearbeiten ist (Birke, Eiche, seltener Buche). Die physiologische Aufgabe des Bastparenchyms besteht in der Leitung der Kohlenhydrate, zum Theil auch in der Ablagerung von Reservestoffen. Bei Monocotylen und Gefässkryptogamen tritt häufig eine Form des Bastparenchyms auf, welche sich dadurch auszeichnet, dass die aus dem Cambium hervorgehenden Zellen sich durch Zelltheilung nicht in eine Reihe kürzerer Parenchymzellen umbilden, sondern ihre Cambiumgestalt behalten, wesshalb sie Cambiform genannt werden. Man findet solche Organe auch da, wo die letzten zartesten Verzweigungen der Gefässbündel in den Blättern und Blüthen nur noch aus wenigen Organen des Holzes (Spiralgefässen oder Spiraltracheiden) und des Bastes bestehen, welche letztere dann als Cambiform gleichsam alle Functionen des Basttheiles in sich vereinigen.

C. Das Grundgewebesystem.

§ 16.

Als Grundgewebe bezeichnet Sachs alle die Gewebsformen, welche nach Anlage und Ausbildung der Gefässbündel und des Hautgewebes übrig bleiben und somit gleichsam eine Ausfüllungsmasse zwischen der Haut und den Strängen der Sprossaxen und der Wurzel, den Gefässbündeln der Blätter, Blüthen und Früchte bilden. Die grüne Rinde und das Mark der Axen, die saftige Aussenrinde der Wurzeln, die Gewebsmasse, in welcher die zerstreuten Gefässbündel der Monocotylen und Kryptogamen eingebettet sind, das Blattfleisch, das Fruchtfleisch, das Endosperm und das fleischige Gewebe der Samenlappen gehören zu ihm. Die Zellen des Grundgewebes haben im Allgemeinen parenchymatischen Cha-

Digitized by Google

rakter, bleiben in der Regel längere Zeit lebend und sind zur Ermöglichung der Processe des Stoffwechsels von Luft führenden Intercellularkanälen umgeben.

Bei den Dicotylen und Gymnospermen wird durch (Fig. 65) die concentrische Stellung der Gefässbündel in der Sprossaxe das Grundgewebe in Mark und Aussenrinde getheilt und in beschränktem Sinne kann man auch das Gewebe der Markstrahlen noch dem Grundgewebe zuzählen.

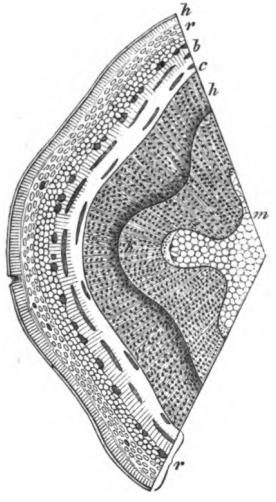


Fig. 60.
Querschnitt durch einen 2jährigen Trieb von Populus. h Hautgewebe. r Aussenrinde. b Basthaut. c Cambialschicht. h Holzkörper. m Markröhre. T. H.

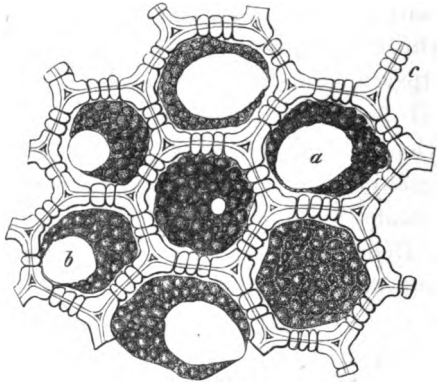


Fig. 61.
Stärke führende Markzellen der Eiche.

Das Markzellgewebe (Fig. 60 m), dessen wichtigste physiologische Function in den frühsten Entwicklungszustand des Sprosses fällt und in der Streckung desselben besteht, stirbt in sehr vielen Fällen nach Vollendung des Längenwachsthums des Triebes ab, bleibt aber auch oft eine Reihe von Jahren am Leben und dient dann zur Aufspeicherung von Reservestoffen. Zuweilen besteht dasselbe auch theils aus lebenden theils aus todten Zellen. Die lebenden Zellen sind dann meistens in der Peripherie des Markkörpers d. h. da zu suchen, wo derselbe an die Gefässbündel und an die Markstrahlen angrenzt. Die meist isodiametrischen Zellen sind oft sehr

Digitized by Google

zartwandig (Sambucus) oft mehr oder weniger dickwandig (Quercus). Fig. 61. Zuweilen hört das Ausdehnungsvermögen der Markzellgewebe schon so frühzeitig auf, dass mit der noch sich fortsetzenden Längsstreckung der Gefässbündel ein Zerreissen des Markes in zahlreiche über einanderstehende Fächer (Fuglans) erfolgt.

Die Aussenrinde (Fig. 60 n), d. h. das parenchymatische Grundgewebe unter der Haut, welches nicht zu den Gefässbündeln gehört, ist an den Wurzeln oft sehr fleischig und zarthäutig, mit Stärkemehl wenigstens im Winter, bei den Bäumen auch im Sommer oft reichlich erfüllt, enthält aber selbstverständlich kein Blattgrün, solange die Wurzeln nicht dem Lichte ausgesetzt sind. Dagegen enthält die Aussenrinde der oberirdischen Sprosse durchweg oder doch in den äussern Lagen reichlich Chlorophyll und wird desshalb auch wohl als „Grüne Rinde" bezeichnet. Solange die Aussenrinde nicht der Borkebildung verfällt, findet in ihr eine Zellvermehrung entsprechend der Umfangszunahme des Sprosses statt, und diese Zelltheilung beschränkt sich der Hauptsache nach auf Vermehrung der Zellen in tangentialer Richtung, in Folge dessen die Rindezellen eine mehr oder weniger regelmässige peripherische Anordnung annehmen (Fig. 65 b). In dem Gewebe der Aussenrinde bleiben die Zellen entweder dünnwandig und functionirend, wobei offenbar durch Assimilation auch organische Substanz erzeugt wird, oder es lagern sich in einzelnen Zellen daselbst Secrete verschiedener Art ab und werden diese Zellen zu Secretschläuchen, oder es verdicken sich deren Wandungen so, dass grössere oder kleinere Steinzellennester darin entstehen. Durch letztere wird die Festigkeit der Rinde oft in hohem Grade gesteigert und steht damit eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen nachtheilige äussere Einflüsse, z. B. gegen den Sonnenbrand, in Verbindung. Erfolgt die Steinzellenbildung in gesteigertem Maasse, so kann auch bei sonst glattrindigen Bäumen die Ausdehnungsfähigkeit der Aussenrinde aufhören und ein Aufreissen der versteinten Rinde erfolgen (Rothbuche mit versteinter Rinde).

Das Blattfleisch (Mesophyll) ist das von der Oberhaut umschlossene, von den Gefässbündelverzweigungen durchzogene parenchymatische Grundgewebe der Blätter, welches als Assimilationsgewebe die hochwichtige Aufgabe der Erzeugung organischer Substanz aus anorganischen Stoffen zu erfüllen hat.

Digitized by Google

Bei solchen Blättern, welche eine ausgeprägte Ober- und Unterseite besitzen Fig. 62, zeigt sich noch eine Arbeitstheilung des Blattzellgewebes insofern, als die dem Lichte zugewendete Blattfläche aus 2—3 Schichten dichtstehender, pallisadenförmiger mit Chlorophyll erfüllter Zellen besteht, die nur von engen Intercellularräumen durchzogen sind. Diese Zellschichten assimiliren unter der Einwirkung der Lichtstrahlen die Kohlensäure, welche durch die auf der Unterseite stehenden Spaltöffnungen in das Innere des Blattes diffundirt und durch die grossen Intercellularräume des der Unterseite des Blattes angehörenden Schwammgewebes ihnen zugeführt wird. Als Schwammgewebe wird dieser Theil des Blattfleisches desshalb bezeichnet, weil die einzelnen, in der Regel wenig chlorophyllreichen Zellen durch sehr grosse, oft die Hälfte und mehr des ganzen Raumes einnehmende Intercellularräume von einander getrennt sind.

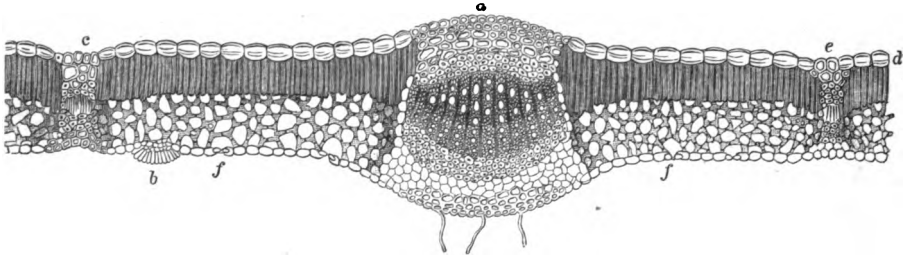


Fig. 62.
Querschnitt durch ein Birkenblatt. Erklärung siehe Fig. 30.

Bei solchen Blättern, deren Unterseite in Folge ihrer Stellung den Lichtstrahlen ebenfalls direct ausgesetzt sind, findet man solche Arbeitstheilung nicht. Besonders charakteristisch geformt ist das Blattzellgewebe der Kiefer, Fichte u. s. w. Die Zellen sind mehr oder weniger tafelförmig gestaltet und mit einander fast lückenlos verbunden, jedoch so, dass die den ganzen Querschnitt der Nadel einnehmenden Zellschichten von einander durch etwa ebenso grosse Luft führende Lücken getrennt sind. Die Spaltöffnungen stehen da im Umfange der Nadel, wo im Inneren eine Zellschicht der Oberhaut sich anschliesst. Indem die auf die Spaltöffnung stossende Blattzelle eine etwa hufeisenförmige Gestalt besitzt, entsteht unter der Spaltöffnung eine Lücke, durch welche die Gase von dieser aus in den unterhalb und oberhalb der Zellenlage gelegenen Luftraum strömen können.

Digitized by Google

Das Grundgewebe erleidet in vielen Fällen eigenartige Umgestaltungen, indem es einerseits in Beziehung zu dem Hautgewebsystem tritt, um dessen Aufgabe zu unterstützen, anderseits an der Aufgabe des Strangsystems sich betheiligt. Im ersteren Falle wird es Hypoderma genannt und tritt in Form langgestreckter Sclerenchymfasern auf (Kiefernnadel), oder es ist Leimgewebe (Collenchyma), im zweiten Falle hat es den Namen Gefässbündelscheide bekommen. Die Zellen derselben haben in vielen Fällen ihren parenchymatischen Charakter sich bewahrt und zeichnen sich von den anderen Zellen des Grundgewebes nur durch die Form oder auch die Verdickungsart ihrer Wandungen aus. Sie bilden eine mantelförmige Umhüllung des ganzen Gefässbündelkreises z. B. in den Wurzeln oder auch in den Sprossaxen mancher Pflanzen, oder sie finden sich nur in der Umgebung einzelner Gefässbündel (Kiefernnadel, Monocotylen und Kryptogamen).

Sehr oft verlieren die Organe der Gefässbündelscheiden ihren parenchymatischen Charakter und werden zu langgestreckten Sclerenchymfasern umgewandelt, die entweder vereinzelt im Grundgewebe stehen, oder zu Strängen vereint ausserhalb des Siebtheiles der Gefässbündel (primäre Bastfaserbündel Fig. 59 sch) im Stengel oder in den Blättern die Festigkeit der Gewebe erhöhen (Fig. 62 a, c, e). Sie treten auch wohl unabhängig von den Gefässbündeln im Grundgewebe auf und erhöhen dadurch die Festigkeit der Stämme zumal der Monocotylen. In der Nadel der Kiefer werden die Harzkanäle durch einen Mantel solcher Sclerenchymfasern gegen den Druck der Blattzellgewebe geschützt.

D. Milchröhren und Secretbehälter.

§ 17.

Wir konnten im Vorstehenden die verschiedenen Gewebsformen in die drei Hauptgewebesysteme gleichsam einordnen, wenn auch Uebergänge zwischen den einzelnen Systemen vorkamen, so dass man darüber im Zweifel gerathen konnte, ob man eine Gewebsform diesem oder jenem System zuzählen sollte. Nun giebt es aber noch Organe, die keinem der drei Systeme ausschliesslich angehören, vielmehr bald in diesem, bald in jenem System auftreten, ohne zur Charakteristik desselben zu gehören, zumal sie nur bei

Digitized by Google

einzelnen Pflanzengruppen vorkommen. Es sind dies die Milchröhren und Secretbehälter. Wo dieselben auftreten, entstehen sie immer in einem sehr jugendlichen Entwickelungsstadium des betreffenden Pflanzentheiles, in welchem derselbe noch durch Zelltheilung, Zellwachsthum und Zellumwandlung die lebhaftesten Processe des Stoffwechsels zeigt und darf man desshalb wohl annehmen, dass die in diesen Organen sich abscheidenden Stoffe im Wesentlichen Secrete sind, welche bei jenem Processe aus dem Organismus der Pflanze ausgeschieden werden, nachdem sie ihre physiologische Aufgabe erfüllt haben. Damit ist aber nicht gesagt, dass diese Secrete in allen Fällen für die Pflanze nutzlos sind, vielmehr können sie für die Dauer des Holzes (Harze) oder für gewisse biologische Aufgaben von grosser Bedeutung sein. Die aus Wunden ausströmenden Secrete können den Pflanzen zum Schutz dienen einestheils gegen Angriffe von Insecten, z. B. den Borkenkäfern, anderntheils gegen Fäulnissprocesse. Aetherische Oele können durch ihren Geruch die Insecten anlocken, um dadurch die Wechselbefruchtung zu ermöglichen u. s. w. Bei einer Kategorie dieser Organe, bei den Milchsaft führenden Organen, finden wir neben den Secreten auch Baustoffe der Pflanze, z. B. in Gestalt von Stärkekörnern vor.

a. Die Milchröhren und Milchzellen.

Als Milchsaft bezeichnet man eine, in den meisten Fällen weiss, seltener gelb oder rothgelb gefärbte Flüssigkeit, die bei Verletzungen gewisser Pflanzen sich aus den Wunden mehr oder weniger reichlich ergiesst. Dieser Saft besteht aus einer wässerigen Flüssigkeit, welche durch kleine Körnchen oder Tröpfchen die milchartige Beschaffenheit erhält. Fig. 63. Im Milchsafte finden sich die mannigfachsten Stoffe theils gelöst, theils in Körnchen und Tropfenform, nämlich mineralische Salze, Zucker, Gummi, Stärkekörner, eiweissartige Substanzen, eigenthümliche Alkaloide, Pflanzensäuren, Wachs und Fett. Manche narkotisch wirkende Alkaloide und andere eigenthümliche Stoffe aus dem Milchsafte einzelner Pflanzenarten werden in der Medicin angewendet. Die wichtigsten Producte der Milchröhren sind das morphiumhaltige Opium von Papaver somniferum und das Kautschuck. Letzteres wird von baumartigen brasilianischen Euphorbiaceen (Hevea), indischen Ficusarten, einigen Apocyneen und Asclepiadeen gewonnen.

Digitized by Google

Der Milchsaft findet sich in Organen, welche reichlich verästelt, ein die ganze Pflanze oder doch grosse Gewebstheile derselben durchziehendes continuirliches System bilden, welches man irrthümlich mit dem Adersystem der Thiere verglichen hat. (Lebenssaftgefässe.) Diese reich verästelten Organe zeigen aus Cellulose bestehende dickere oder dünnere Zellwandungen, welche unter dem Drucke der umgebenden turgescirenden Gewebe stehend, das Herauspressen des Milchsaftes bewirken, sobald nach Verwundungen ein Ausströmen desselben ermöglicht wird. Eine vorübergehende

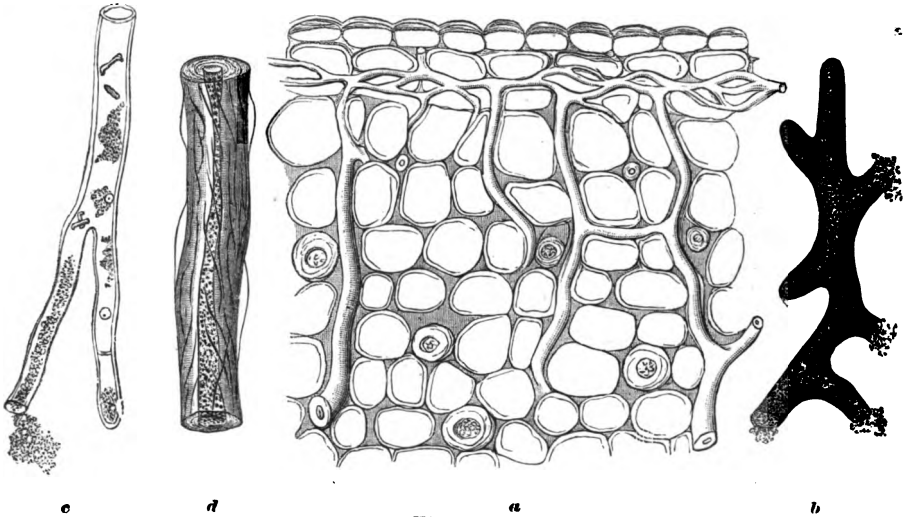


Fig. 63.

a Querschnitt aus der Rinde von Euphorbia neriifolia mit den sich verästelnden Milchzellen. b Jugendliche Milchzelle mit Milchsaft. c Milchzelle mit Stärkekörnern. d Alte Milchzelle mit stark verdickten Wandungen. T. H.

strömende Bewegung desselben giebt sich auch dann zu erkennen, wenn durch Erschütterungen oder Umbiegen von Pflanzentheilen der Druck der Zellwände auf den flüssigen Inhalt örtlich gesteigert oder vermindert wird.

Ihrer Entstehung nach unterscheidet man

a) Milchröhren (Milchgefässe, gegliederte Milchröhren) (Papaveraceen, Campanulaceen, Cichoriaceen).

b) Milchzellen (ungegliederte Milchröhren) (Euphorbiaceen, Asclepiadeen, Moreen).

Digitized by Google

Die Milchröhren entstehen im embryonalen Gewebe der Vegetationsspitze oder des Cambiums durch Resorption der Querwände von Zellenreihen, die entweder übereinander stehen oder auch sich seitlich verzweigen und mit anderen Milchröhren verschmelzen, so dass ein zusammenhängendes netzartiges System entsteht, das selbst bis zu den jüngsten Blättern sich erstreckt. Es sind also wirkliche Gefässe, wogegen die Milchzellen ursprünglich d. h. im Keimlingszustande der Pflanze aus wenigen (4—6) Zellen hervorgehen, welche mit der Entwickelung der Pflanze fortwachsen und sich in alle Theile verzweigen. Sie gehen also nicht aus der Verschmelzung zahlreicher einzelner Zellen hervor, können aber ihre Auszweigungen von der Rinde her quer durch die Gefässbündel bis zum Markkörper hin senden und sich auch in diesen verzweigen.

b. Die Secretbehälter.

Während im Milchsafte neben den Secreten auch Baustoffe der Pflanze enthalten sind, führen die eigentlichen Secretbehälter lediglich Secrete, welche für die Processe des Stoffwechsels keine Bedeutung mehr haben. Als solche treten am häufigsten oxalsaurer Kalk, Harze und ätherische Oele, Schleim- und Gummiarten sowie gewisse Gerbstoffarten auf. Die Secretbehälter sind ungemein verschiedenartiger Natur.

Als Schläuche bezeichnet man einzelne Zellen oder ganze Zellreihen, welche ihren protoplasmatischen Inhalt verloren haben und nur noch die Secrete enthalten; je nach dem Inhalt bezeichnet man sie als Krystall-, Schleim-, Gummi-, Harz-, Gerbstoff-Schläuche. Fig. 64. Sie treten besonders häufig in der Aussenrinde sowie im Basttheile der Gefässbündel auf und sind es insbesondere die Krystallschläuche, welche stets als Begleiter der Siebröhren im Baste auftreten und den reichen Gehalt an Kalkasche in der Rinde erklären. (Figur 58 e, f, 59 kr.)

Eine andere Art von Secretbehältern sind die durch Auseinandertreten benachbarter Zellen entstehenden Intercellularkanäle. Sie enthalten theils Harze, theils Gummi. Gummikanäle finden sich bei den Opuntien, Cycadeen, Lycopodieen etc.

Harzgänge oder Harzkanäle treten dagegen am häufigsten bei den Coniferen auf und besteht hier der Inhalt aus einem Gemenge von ätherischem Oel mit Harz.

Digitized by Google

Harzkanäle finden sich zunächst in den Nadeln und zwar oft (Kiefer) in grosser Anzahl in deren Längsrichtung verlaufend. Bei der Fichte stehen die beiden Kanäle in der ersten Jugend meist mit den Kanälen der Aussenrinde der Sprosse in Verbindung, doch wird schon im Juli des ersten Jahres diese Verbindung in der Nadelbasis unterbrochen. Die Kanäle der Aussenrinde (Figur 65 c) stehen nach Zahl und Stellung in Beziehung zu den Blättern, verlaufen im Triebe abwärts bis zu dessen Basis, ohne hier mit den Rindenkanälen des tieferstehenden Jahrestriebes in Communication zu stehen.

Im Holzkörper des Stammes verlaufen die Kanäle in der Längsrichtung und zwar entweder gleichmässig zerstreut im ganzen

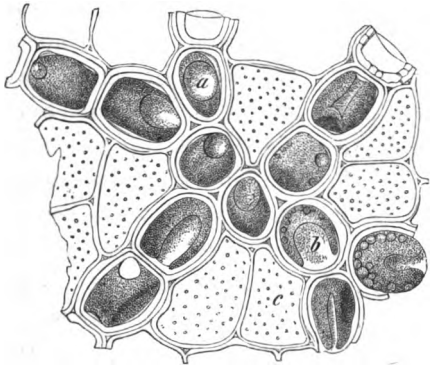


Fig. 64.
Gerbstoffschläuche aus der Rinde der Eiche.

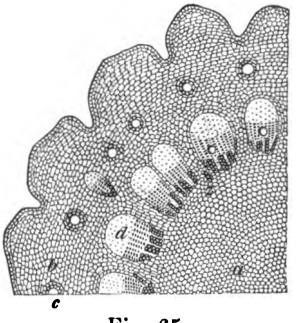


Fig. 65.
Querschnitt durch die Knospenspitze der Kiefer. a Mark. b Rindenparenchym. c Harzkanal. d Gefässbündel.

Jahresringe, oder oft in grösserer Anzahl in der dickwandigen Sommerholzregion. Sie stehen in offener Verbindung mit zahlreichen Harzkanälen, welche in horizontaler Richtung in den Markstrahlen verlaufen. Da wo verticale und horizontale Kanäle sich kreuzen, treten die den Kanal begrenzenden Auskleidungszellen zu grossen Intercellularräumen auseinander und so kann der flüssige Kanalinhalt leicht aus einem Kanal in das Innere des anderen übertreten. (Figur 66.) Es kann das in den verticalen Kanälen enthaltene flüssige Harz seitlich durch die Markstrahlharzkanäle ausströmen, sobald diese durch eine Verletzung des Holz- oder Rindenkörpers im Umfange der Stämme geöffnet werden. Darauf beruht die Möglichkeit der Harzgewinnung. Bei der Fichte, Figur 67, wird ein

Digitized by Google

etwa zwei Finger breiter Rindenstreifen vom unteren Stammende bis auf 2 m Baumhöhe abgezogen und treten aus dem entblössten Holzkörper zahllose Harztröpfchen sofort hervor, die aus den Markstrahlkanälen herausgepresst werden. Das an der Luft durch Verflüchtigung des Terpentinöls erhaltene Harz wird dann nach einem Jahre abgekratzt. Der vor einem Jahre freigelegte Holzkörper scheidet kein Harz mehr aus, da alle Kanäle sich bis dahin verstopft haben. Ein erneutes Ausströmen kann nur dadurch herbeigeführt werden, dass zu beiden Seiten der Harzlachte der neugebildete, wulstartig hervortretende Holzkörper mit scharfem Instrumente abgeschnitten wird. Aus den beiden Seitenwänden strömt alsdann neues Harz aus. (Figur 67 d.) Bei der Schwarzkiefer in Oesterreich wird der Rindenkörper von unten ansteigend in etwa handhohen Streifen auf einer Seite des Baumes entfernt, bei der Lärche bohrt man den Stamm unten tief aus und gewinnt das Harz aus diesen Bohrlöchern und bei der Edeltanne, welche nur in der Rinde Harzkanäle führt, drückt man die oft eine bedeutende Grösse erreichenden Harzbeulen der Rinde auf, um das (Strassburger) Terpentin daraus zu gewinnen.

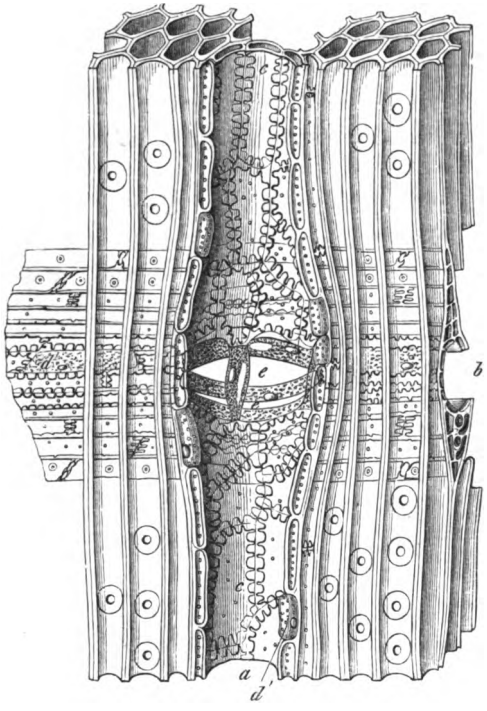


Fig. 66.

Harzkanalkreuzung aus dem Holz der Fichte. a der in der Mitte durchschnittene Kanal. b der im Markstrahl gelegene Kanal. c die Auskleidungszellen des Kanals (Epithelzellen) sind meist ziemlich dickwandig und hier mit einfachen Tipfeln versehen. Einzelne äusserst zarthäutige Epithelzellen erhalten sich und zeigen Protoplasma mit Zellkerne d d. An der Kreuzungsstelle beider Kanäle bleiben die Zellen sehr zart e e und treten in grossen Intercellularräumen aus einander, so dass das Terpentinöl von einem Kanal zum andern gelangen kann.

Digitized by Google

Die Kanäle entstehen einestheils im jugendlichen Zellgewebe der Vegetationsspitzen und Blätter, anderentheils im Cambialgewebe der neuen Jahresringe dadurch, dass die Kanten von 4—6 Längsreihen benachbarter Zellen, nachdem zuvor die Cambialfasern durch Horizontaltheilung in kurze Zellen und durch Radialtheilung in die künftigen Auskleidungszellen sich umgebildet haben, auseinanderweichen und zwischen sich einen mit Secret sich mehr oder weniger erfüllenden Gang bilden. Zuweilen z. B. bei der Kiefer (Fig. 50)

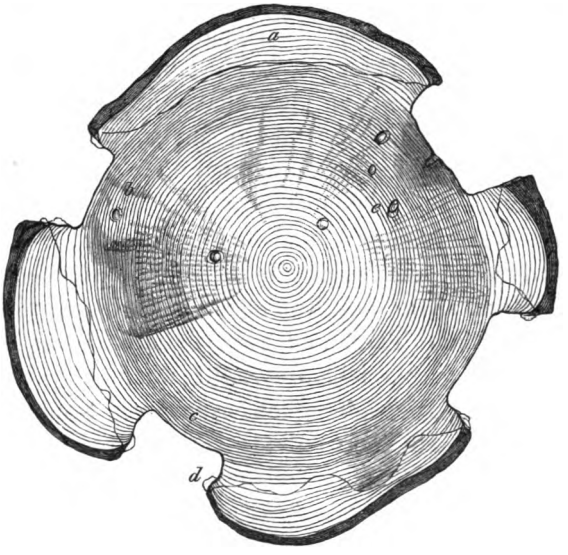


Fig. 67.

Durchschnitt eines Fichtenstammes der seit 10—15 Jahren auf Harz genutzt ist. Die zwischen den 4 Lachten ausserhalb der Linie gelegenen Splinttheile a sind noch wasserleitend. Das alte Holz b c ist stark zersetzt. Bei d ist das Harz herausgetreten. $^1/_5$.

nehmen auch etwas entfernter stehende Cambialfasern an der Umbildung zu Parenchymzellen Theil, so dass der fertige Harzkanal von einer grösseren Zahl sehr dünnwandiger Parenchymzellen umgeben ist. Die den Harzgang auskleidenden Parenchymzellen, welche man auch als Epithelzellen bezeichnet hat, erzeugen in ihrem Inneren das Harz wahrscheinlich durch Umwandlung von Zucker. Die Harztröpfchen bleiben zum Theil im Inneren derselben, grossentheils werden sie in den Intercellularkanal oder in die angrenzenden

Digitized by Google

Tracheiden ausgeschieden. Bei manchen Holzarten z. B. der Fichte verlieren dieselben sehr bald ihre Fähigkeit, Harz zu produciren und bekommen dicke, mit Tipfeln versehene Wandungen. Nur einzelne dieser Zellen (Fig. 66 dd) behalten eine zarte Wandung, führen reiches Plasma mit grossem Zellkern und sind befähigt, später noch zu wachsen und in den Kanal sich vergrössernd, diesen vollständig zu verstopfen. Zumal findet bei den Markstrahlharzkanälen regelmässig eine solche Verstopfung nach gewisser Zeit statt.

Bei anderen Holzarten z. B. der Kiefer bleiben alle Zellen in der Umgebung des Harzkanales zarthäutig und sie scheinen auch die Fähigkeit, Harz zu erzeugen, sich längere Zeit zu bewahren. So dürfte sich wenigstens nur die Thatsache erklären, dass der Kern der Kiefer im höheren Alter oft ungemein harzreich wird.

Die Markstrahlkanäle verlaufen nicht nur im Holzkörper, sondern mit den Markstrahlen selbst durchziehen sie auch die Innenrinde in horizontaler Richtung und enden mit diesen. Sowohl diese horizontal laufenden, als auch die früher besprochenen vertical verlaufenden Harzkanäle der Rinde nehmen an dem allgemeinen Wachsthum der Rinde Theil und zwar dadurch, dass die Epithelzellen der Kanäle durch lebhafte Zelltheilung den Umfang derselben vergrössern. Die anfänglich haarfeinen Kanäle erscheinen in mehrjährigen Rindetheilen oft als Gänge von Millimeterdicke, erweitern sich auch stellenweise ebenso wie die Markstrahlkanäle. Es entstehen dadurch zuweilen Harzbeulen von bedeutender Grösse, welche über die Rindenoberfläche hervortreten.

Eine dritte Gruppe von Secretbehältern sind die lysigenen Intercellularräume, welche dadurch entstehen, dass reihenweis angeordnete oder nesterbildende rundliche Zellgruppen vollständig aufgelöst werden und dadurch Hohlräume entstehen, die mit den Zersetzungsproducten erfüllt sind.

Hierher gehören die inneren Drüsen, welche als helle, durchscheinende Punkte im Gewebe der Laubblätter oder saftigen Stengel versenkt sind oder auch wohl als Protuberanzen etwas hervorragen. Am bekanntesten sind die inneren Drüsen in den Fruchtschalen der Orangen. Sie entstehen durch lebhafte Zelltheilung weniger ursprünglicher Mutterzellen und nachträgliche Auflösung der zart gebliebenen Zwischenwände des Zellennestes. Im Inneren findet sich dann ein grosser Tropfen ätherischen Oeles.

Digitized by Google

Eine Ausscheidung von Secreten findet ferner zuweilen in bestimmt begrenzten Zellgruppen der Epidermis statt, indem sich zwischen ihnen Intercellularräume bilden, und bezeichnet man dieselben als Zwischenwanddrüsen. Sie erheben sich zuweilen als Schuppen über die Aussenfläche (Rhododendron, Ledum), treten aber auch im subepidermoidalen Gewebe auf.

Endlich findet auch eine Secretausscheidung vielfach zwischen den Epidermiszellen und der dieselben bekleidenden Cuticula statt und nennt man solche Secretbehälter blasige Hautdrüsen. Die von den Epidermiszellen ausgeschiedenen, meist klebrigen Secrete

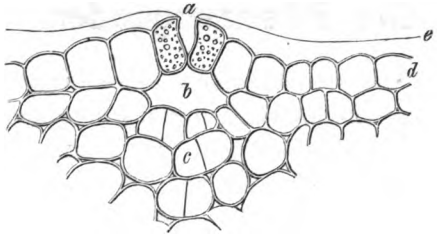


Fig. 68.
Erklärung siehe Fig. 38.

heben das Oberhäutchen ab, bis letzteres sich nicht weiter ausdehnen lässt, in Folge dessen platzt und die Flüssigkeit auf die Oberfläche des Blattes, Stengels oder der Knospe ergiesst (Fig. 68e). Oftmals findet eine solche Ausscheidung auf der ganzen Blattoberfläche statt (Betula, Alnus glut. etc.), oder sie beschränkt sich auf einzelne Stellen, besonders die Blattzähne (Blattranddrüsen) oder es sind Haarbildungen (Drüsenhaare), welche einzellig, vielzellig oder schuppenförmiger Natur (Fig. 31 b) sein können. Besonders häufig treten sie auf Knospenschuppen auf und erzeugen den klebrigen Ueberzug derselben (Zotten, Leimzotten).

Digitized by Google

III. Abschnitt.

Die Pflanzenglieder.

Nachdem wir die verschiedenen Gewebsarten kennen gelernt haben, gehen wir zur Betrachtung der zusammengesetzten Pflanzenkörper, der Pflanzenglieder über, die in der hoch entwickelten Pflanze sich als Spross mit Axe und Blattausscheidungen, sowie als Wurzel zu erkennen geben. Geht man von der typischen Gestalt dieser Pflanzenglieder aus, so repräsentirt der Spross denjenigen Theil der Pflanze, welcher sich ausserhalb des Nährsubstrates entfaltet, durch seine Assimilationsthätigkeit die organische Substanz erzeugt und die Fortpflanzungsorgane hervorbringt, wogegen als Wurzel der Theil der Pflanze bezeichnet wird, welcher diese auf oder im Nährsubstrat befestigt und die Nahrung aufnimmt. Wir werden an die Betrachtung der typischen Formen auch die der rudimentären und reducirten, sowie endlich der metamorphosirten Gebilde anknüpfen.

A. Der Spross.

Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich durch gesetzmässig bestimmte Processe der Zelltheilung und des Zellenwachsthums die junge Pflanze, welche in ihrem frühesten Lebensstadium, so lange sie noch nicht selbstständig sich zu ernähren vermag, sondern von der Nahrungszufuhr der Mutterpflanze abhängig ist, als Embryo bezeichnet wird. Bei den Kryptogamen lösen sich die Fortpflanzungszellen verschiedenen Ursprungs von der Mutterpflanze ab, ohne vorherige Embryobildung, sie vollziehen die Processe der Ernährung und des Wachsthums nach ihrer Ausbildung

Digitized by Google

sofort selbstständig (Sporenpflanzen). Bei allen Phanerogamen dagegen erreicht die junge Pflanze, ehe sie sich von der Mutterpflanze loslöst und unabhängig macht, eine gewisse Entwicklungsstufe, an der mit seltenen Ausnahmen schon die wesentlichsten Pflanzenglieder deutlich angelegt worden sind (Samenpflanzen). Aus der befruchteten Eizelle im Embryosack entsteht durch Zelltheilung zunächst ein Zellfaden, an dessen Ende die rundliche Kopfzelle durch gesetzmässige Zelltheilung nach verschiedenen Richtungen zu einem vielzelligen Gewebskörper sich entwickelt, an welchem in der Regel schon eine (Monocotylen) oder zwei (Dicotylen) oder mehrere Blattausscheidungen (viele Gymnospermen) zu erkennen sind. Die an den Embryoträger grenzende Gewebsmasse entwickelt sich zur Wurzelspitze, an dem entgegengesetzten Ende der Axe bildet sich die erste Anlage zur Knospe. Fig. 69.

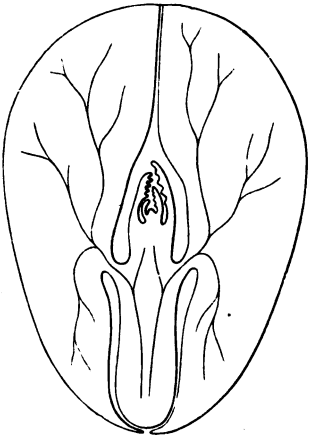


Fig. 69.
Schema eines Embryo ohne Samenhüllen.

Aus dem Embryo entsteht beim Keimungsprocess der junge Keimling, dessen Wurzel sich abwärts in den Boden senkt, dessen Axentheil mit der abschliessenden Knospe sich über das Substrat erhebt. Bei solchen schwereren Sämereien, deren Samenlappen im Boden liegen bleiben (Eichel), liegt der Indifferenzpunkt, womit wir die Grenze zwischen dem abwärts und aufwärts wachsenden Pflanzentheil bezeichnen, genau in der Ansatzstelle der Samenlappen, die deshalb ihre Lage nicht verändern; bei den meisten und insbesondere den leichteren Sämereien dagegen liegt der Indifferenzpunkt etwas unterhalb der Anheftungsstelle der Samenlappen, in Folge dessen ein zwischen dem Indifferenzpunkt und den Samenlappen gelegener Axentheil sich verlängert und letztere über den Erdboden erhebt (Buche, Birke u. s. w.).

Der unter den Samenlappen befindliche Stengel wird als hypocotyler Stengel bezeichnet. Derselbe trägt naturgemäss keinerlei Knospenanlagen und muss die junge Pflanze zu Grunde gehen, wenn (etwa durch Frost) die zwischen den Samenlappen gelegenen

Digitized by Google

Knospen getödtet sind. Hat sich dagegen im ersteren Falle aus der Knospe des Keimlings schon unterirdisch ein Spross entwickelt und ist derselbe oberirdisch getödtet, so können aus den am unterirdischen Theile des Sprosses befindlichen Axillarknospen neue Triebe hervorkommen.

An der Sprossaxe entwickeln sich nach bestimmten Stellungsgesetzen geordnet die Blattausscheidungen, welche die Aufgabe haben, dem Lichte eine möglichst grosse und zweckmässig organisirte assimilirende Fläche darzubieten, in welcher organische Substanz erzeugt werden kann. Im Knospenzustande treten die Blattanlagen an der Sprossaxe als Zellenhügel hervor und nehmen mit ihren Ansatzstellen die ganze Oberfläche der Sprossaxe ein. In vielen Fällen bedecken die Blätter mit ihrer Basis beziehungsweise mit der Basis der Blattstiele auch im entwickelten Zustande des Triebes die ganze Oberfläche des Sprosses, so z. B. bei den Trieben von Thuja, den einjährigen Pflanzen von Digitalis etc.

In der Regel treten bei der Entwicklung der Knospe zum Triebe zwischen den Blättern Axentheile hervor, die nicht von den Blättern bedeckt sind und als Internodien bezeichnet werden, während die Ansatzstelle des Blattes Knoten heisst.

a) § 18. Die Knospe.

Die Knospe repräsentirt den künftigen Trieb, jedoch nach der Pflanzenart auf ungemein verschiedener Entwicklungsstufe. In vielen Fällen stellt dieselbe nur einen kleinen Zellenhügel vor, der nur unter besonderen Verhältnissen sich weiter entwickelt. Bei den Winterknospen der Bäume und Sträucher ist die Entwicklung in der Regel eine sehr weit vorgeschrittene, da es darauf ankommt, dass die zarteren Theile derselben durch Entwicklung eines Theiles der Blätter der Knospen zu Deckschuppen gegen die nachtheiligen Einflüsse der Kälte, des Regens u. s. w. geschützt werden. Die höchste Entwicklungsstufe erreichen die End- und Quirlknospen der Kiefer (Fig. 70), insofern bei ihnen sämmtliche Blattausscheidungen zu trockenhäutigen Knospenschuppen umgewandelt werden, während gleichzeitig die über diesen stehenden Axillarknospen eine so hohe Ausbildung erlangen, dass an ihnen schon die Nadelbüschel sich zu erkennen geben. Bei den

Digitized by Google

Buchenknospen (Fig. 71) dagegen ist nur ein Theil der unteren Blätter des embryonalen Triebes zu Schuppen umgewandelt, während der obere Triebtheil durch Umwandlung der Afterblätter zu Schuppen geschützt ist. Die Blätter sind hier in mehr oder weniger entwickeltem Zustande in der Knospe enthalten und entfalten sich im Frühjahr zu den normalen Blättern des Triebes.

Fig. 70.

Längsschnitt durch eine Knospe der Schwarzkiefer. a Markkörper. b Rinde. c Holz. d Basttheil. x Mark der Knospe.

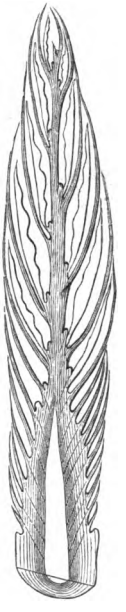


Fig. 71.

Längsschnitt durch Buchenknospe. T. H.

Fig. 72.

Längsschnitt durch die Knospe der Rosskastanie T. H.

In Blüthejahren gelangt ein Theil der embryonalen Blattaxelknospen zur Entwicklung der Blüthen, die im Winterzustande der Knospen leicht nachweisbar sind. Bei der Rosskastanie (Fig. 72) sind fast alle Blätter zu Schuppen umgewandelt und nur an der Spitze finden sich wenige embryonale Laubblätter.

Die tiefste Entwicklungsstufe unter den Winterknospen der Bäume nehmen die Knospen der Fichte und Tanne ein. Fig. 73. Der nächstjährige Trieb besteht in einem grünen fleischigen Knöpfchen, an dessen Oberfläche die Anlagen der Blätter als kleine Wärzchen zu

Digitized by Google

erkennen sind. Um diese Knospe zu schützen, ist die Spitze des vorjährigen Triebes angeschwollen und die derselben zugehörigen Nadeln haben sich zu trockenhäutigen Schuppen umgewandelt, welche die eigentliche Knospe kappenförmig bedecken. An ihrer Basis im Frühjahr abreissend, bedecken sie oft längere Zeit den neuen Trieb mützenförmig.

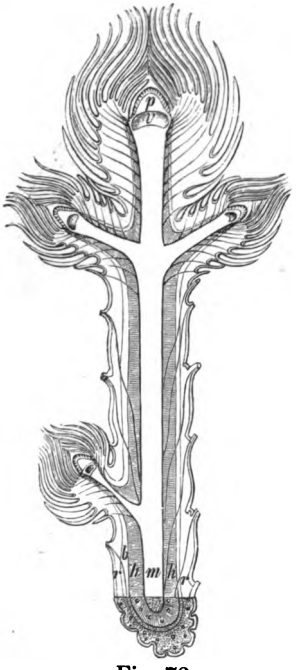


Fig. 73.

Spitze eines Fichtentriebes durchschnitten. m Markröhre. h Holzkörper. b Bastkörper. r Aussenrinde. p Knospe. v Hohlraum unter der Knospe.

Nach der Stellung der Knospen am Triebe unterscheidet man ächte Spitz- oder Terminalknospen, die sich aus dem Vegetationskegel des neuen Triebes entwickeln (Fig. 70 und 72), ferner Blattaxel- oder Axillarknospen, welche unmittelbar über den

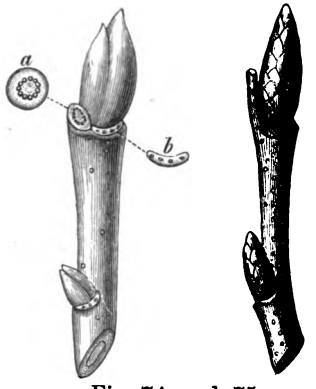


Fig. 74 und 75.

Fig. 74 Triebspitze der Linde. a Triebnarbe. b Blattstielnarbe. Fig. 75 Triebspitze der Hainbuche.

Blättern in der Regel nur in der Einzahl, häufig jedoch auch zu Dreien entstehen, in welchem Falle die beiden Nebenknospen den Afterblättern angehören. Zuweilen stehen auch mehrere Knospen übereinander.

Endlich können auch an der Wurzel, ferner im Meristem eines Wundgewebes und in äusserst seltenen Fällen selbst aus unverletzten Geweben überirdischer Axen und Blätter neue Knospen entstehen, die dann Adventivknospen genannt werden.

Digitized by Google

Was die Endknospen betrifft, so giebt es zahlreiche Pflanzen, bei denen solche fast nie zur Entwicklung gelangen, die Triebspitze vielmehr regelmässig verloren geht, sei es nun, dass sie erfriert, oder in eine Dornspitze sich umwandelt oder endlich ohne erkennbare äussere Veranlassung verkümmert. Aechte Terminalknospen besitzen die Nadelhölzer, Ahorne, Eschen, Rosskastanien, Eichen u. s. w. Bei Pflanzen ohne Terminalknospe tritt sehr oft die letzte Blattaxelknospe an deren Stelle, und lässt nur die Blattnarbe unter ihr den Charakter derselben erkennen. Die Narbe der verkümmerten Triebspitze (Fig. 74 a) ist meist deutlich sichtbar. (Rothbuche, Echte Kastanie, Hasel, Birke, Rüster, Linde, Maulbeere u. s. w.). Bei manchen Holzarten bleibt endlich eine kleine verkümmerte Triebspitze oberhalb der letzten Blattaxelknospe stehen, z. B. bei Hainbuche (Fig. 75), Platane, Weiden u. s. w. Zu Dornspitzen wandelt sich das Triebende bei verschiedenen Kern- und Steinobstgewächsen um. Die Blattaxelknospen fehlen nur äusserst selten, wenn auch sehr oft die Anlange derselben äusserlich nicht zu erkennen ist. Nur bei einigen Nadelholzbäumen zeigt die Mehrzahl der Blätter keine Knospen, z. B. bei der Fichte, (Fig. 73) Tanne und Lärche.

Die erste Anlage der Knospe erkennt man in der Regel schon vor Entwicklung des Triebes, wogegen erst nach Beendigung der Streckung und Erstarkung des Triebes ein kräftigeres Wachsthum der Knospe eintritt.

Nicht selten kommen die Winterknospen schon in derselben Vegetationsperiode, in welcher sie sich ausgebildet haben, zur Triebentfaltung, zu sogenannter Johannistriebbildung, ja in einzelnen Fällen, z. B. im Eichenniederwalde, entstehen selbst an dem Johannistriebe nochmals Triebe, sodass in einem Jahre drei Längstriebe sich bilden. Da Johannistriebe sich dann nicht zu bilden pflegen, wenn ein Baum blüht und Samen trägt, so darf man annehmen, dass sie sich nur bilden, wenn die Production von Bildungsstoffen in einer Pflanze so reichlich ist, dass sie den Bedarf für das Dickenwachsthum und zur Anfüllung der vorhandenen Reservestoffbehälter übersteigen und die Knospen zur Neubildung von Trieben gewissermaassen zwingen, um Verwendung zu finden. Bei über der Erde abgehauenen Pflanzen, welche reichliche Stockausschläge bilden, tritt Johannistriebbildung fast regelmässig ein,

Digitized by Google

weil Wurzel- und Blattvermögen in einem sehr günstigen Verhältnisse zur Grösse der Axenorgane stehen.

Die Ausbildung der Knospen am einjährigen Triebe ist in der Regel sehr verschieden und zwar an der Basis desselben zumal zwischen den Knospendeckschuppen eine sehr unvollkommene, gegen die Spitze zu dagegen eine höhere.

Nach der Ausbildung und der weiteren Entwicklung derselben bei den Holzgewächsen unterscheidet man

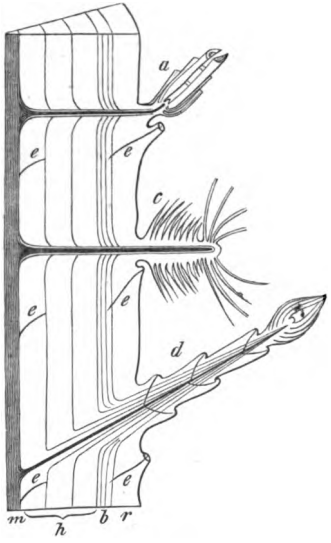


Fig. 76.

a Kurztrieb der Kiefer. b 3 Bastschichten. h 3 Holzringe. m Markröhre. c Kurztrieb der Lärche. d Kurztrieb der Buche. e Gefässbündel der Blätter.

a) Langtriebknospen (Makroblasten). Dies sind solche, in der Regel mehr der Triebspitze genäherte Knospen, die sehr kräftig entwickelt, im nächsten Frühjahre sich zu Trieben ausbilden, die sich in der Folge wieder normal verzweigen, indem sie ausser Spitzknospen auch kräftige Seitenknospen austreiben. Dahin gehören die meisten Quirlknospen der Kiefer (Fig. 70), Fichte, Tanne, die Endknospen und einige Seitenknospen der Lärche und der Laubhölzer. Die Langtriebe, auf deren Entwicklung der ganze Habitus einer Pflanze beruht, zeigen eigenes kräftiges Dickenwachsthum, stehen im spitzen Winkel zum Muttersproß, dessen Holzkörper an ihnen gleichsam emporwächst, so dass der untere Theil derselben wie ein umgekehrter Holzkegel vom Holzkörper des Muttersprosses eingeschlossen wird.

b) Kurztriebknospen (Brachyblasten) sind im Allgemeinen dadurch charakterisirt, dass die aus ihnen sich entwickelnden kurzen Triebe in der Regel nur eine Endknospe treiben, d. h. sich in der Folge nicht verästeln. Bei den Laubhölzern stehen sie, wie die Langtriebe, in spitzem Winkel zur Richtung des Muttersprosses und das Gleiche gilt für den vom letzteren umwachsenen Theil (Fig. 76 d). Bei den Obstbäumen entwickeln sich an ihnen fast ausschliesslich die Blüthen und Früchte, im Uebrigen entstehen an ihnen jährlich wenige Blätter, durch welche die Belaubung

Digitized by Google

der inneren Baumkrone verdichtet wird. Bei den Tannen und Fichten stehen sie auch mit dem in dem Muttersprosse eingeschlossenen Theile rechtwinklig zu diesem. Sie verlängern sich durch jährliche Entwicklung der Endknospen oft nur um ebensoviel, als der Stamm, dem sie entspringen, sich verdickt, so dass immer nur ein kurzer Theil hervorsieht und der eingewachsene Zweigtheil fast in der ganzen Länge die gleiche Stärke zeigt. Diese Kurztriebe entwickeln sich nach Lichtstellungen der Bäume zumal bei der Tanne oft zu kräftigen Langtrieben.

Bei der Lärche (Fig. 76 c) zeigen die Kurztriebe ein zweifaches Längenwachsthum, einmal durch jährliche Entwicklung der Endknospen zu einem dicht benadelten Längstriebe und dann durch intermediäres Längenwachsthum.

Da wo der Kurztrieb die Cambialregion des Muttersprosses durchsetzt, zeigen alle Organe desselben einen meristematischen Charakter, durch den sie befähigt sind, in demselben Tempo, in dem sich der Muttersprosse durch Zelltheilungsprocesse im Cambiummantel verdickt, sich zu verlängern. In ähnlicher Weise wie ein Markstrahl aus dem Markstrahlcambium sich mit dem Dickenwachsthum des Sprosses verlängert, verlängert sich auch der Kurztrieb zwischen Holz- und Bastregion des Muttersprosses. Ein ähnliches intermediäres Längenwachsthum zeigen übrigens auch die Gefässbündel aller Nadeln und Blätter immergrüner Holzpflanzen.

Das Theilungsgewebe bleibt naturgemäss immer in der Cambiumzone des Muttersprosses und die Verlängerung des Kurztriebes erfolgt also nach innen um die Breite des neuen Holzringes, nach aussen um die Breite der neuen Bastschicht.

Natürlich stehen die Kurztriebe immer rechtwinklig zur Längsaxe des Muttersprosses.

Bei der Kiefer (Fig. 76 a) erscheinen die Kurztriebe als Nadelbüschel über jeder bei der Entwicklung der Langtriebe im Frühjahre abfallenden Knospenschuppe. Sie zeigen nur ein intermediäres Längenwachsthum der rechtwinklig zur Längsaxe des Muttersprosses stehenden Knospenstämme, wogegen die Entwicklung der Blattaxelknospen sehr bald und in der Regel für immer zum Abschlusse gelangt, nachdem sich die ersten Blätter zu der Nadelscheide, die letzten unterhalb der kleinen Endknospe zu den Nadeln ausgebildet haben. Ihre Lebensdauer ist je nach Kiefern-

Digitized by Google

art, Alter des Baumes und nach Klima verschieden zwischen $1\frac{1}{2}$ und 20 Jahren gelegen. Mit dem Abfallen des kurzen Nadeltriebes geht auch die Knospe (Scheidenknospe) verloren und nur dann, wenn die Langtriebknospen aus irgend welcher Ursache nicht zur Entwicklung gelangen können, treibt die Scheidenknospe zu einer kräftigen Langtriebknospe aus.

c) Als Präventivknospen, schlafende Augen (Kryptoblasten) bezeichnet man endlich solche Blattaxselknospen, die schon am einjährigen Triebe sehr wenig entwickelt sind und in den nächsten Jahren nicht austreiben, ohne aber abzusterben.

Bei der Kiefer sind es regelmässig eine oder zwei Quirlknospen, die sehr klein bleiben und nur dann zum Austreiben kommen, wenn etwa nach Kahlfrass durch Raupen alle Langtriebknospen und Nadelbüschel verloren gegangen sind. Da in den unentwickelten Knospen die eigentlichen Blätter nur theilweise zu Deckschuppen umgewandelt sind, so bilden sich aus ihnen die sogenannten Rosettentriebe. Diese bestehen in der Regel nur aus breiten schwertförmigen einfachen Blättern, doch kommt es auch vor, dass in seltenen Fällen einige Nadelbüschel an ihnen zur Ausbildung gelangen.

Bei der Fichte steht am untersten Theile jedes Langtriebes, zumal der kräftigen Mitteltriebe ein Kranz von schlafenden Augen, während bei der Tanne immer eine Anzahl auch ziemlich gut entwickelter Seitenknospen, ja an unterdrückten Pflanzen oft die Endknospe des Mitteltriebes eine längere Reihe von Jahren im schlafenden Zustande verharrt.

Bei den Laubholzpflanzen sind es fast immer die untersten, zwischen den Knospendeckschuppen stehenden Axillarknospen, welche äusserlich kaum sichtbar, oft viele Jahrzehnte hindurch schlafen. Die Präventivknospen (Figur 77 a u. b) zeigen, solange sie leben, dasselbe intermediäre Längenwachsthum, über das schon oben gesprochen wurde. Die genau in der Richtung der Markstrahlen verlaufenden, zarten Knospenstämme durchziehen zu Tausenden die Holzstämme der Bäume, von der Markröhre zur Rinde des Stammes oder Astes verlaufend. Bei manchen Bäumen, z. B. der Rothbuche und Eiche, erhalten sie sich hundert und mehr Jahre am Leben und kommen nur dann zur Entwickelung neuer kräftiger Triebe (Wasserreiser, Räuber-, Stamm- und Stockausschläge), wenn die

Digitized by Google

Knospen der letzten Jahrestriebe auf irgend eine Weise ganz oder grösstentheils verloren gegangen sind, oder wenn gewisse Theile eines Baumes durch eine kräftigere Ernährung zur Entwickelung der schlafenden Augen angeregt werden. Nach Aestungen oder Stammabhieben, nach Entlaubungen durch Frost, Insectenfrass, Feuer u. s. w., besitzt also der Baum in jenen Präventivknospen eine Reserve, welche als wichtige Reproductionsorgane in Nothfällen herangezogen wird.

Nahrungssteigerung nach Freistellung von Bäumen ruft am Stamme zahlreiche Sprossen hervor. Stirbt an unterdrückten Bäumen, z. B. der Rothbuche, die eigentliche Baumkrone ab, dann treiben am unteren Schafte oft zahlreiche Präventivknospen aus, welche eine, wenn auch nur dürftige Laubmenge erzeugen, um unter oft günstigeren Beleuchtungsverhältnissen die von den Wurzeln zugeführten Nährstoffe zu verarbeiten, die in der absterbenden Krone keine Verwendung mehr finden.

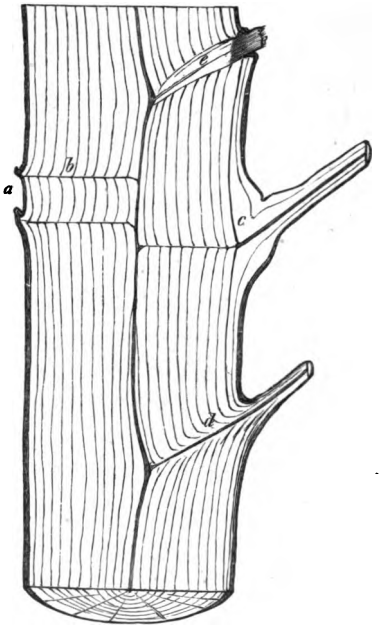


Fig. 77.

Längsschnitt durch 12jähr. Buchenstamm. Bei a zwei schlafende Augen, deren Knospenstämme b rechtwinklig zur Hauptaxe stehen. Bei c ist ein schlafendes Auge vor 2 Jahren ausgetrieben. d Kurztrieb. e Basis eines abgestorbenen Zweiges.

Wenn ein schlafendes Auge zum Austreiben und zur Entwickelung eines Langtriebes kommt, dann geht naturgemäss von da an die rechtwinklige Stellung des Triebes in eine spitzwinklige über und der neue Trieb nimmt alle Eigenthümlichkeiten der Langtriebe an. (Figur 77 c.) Es ist selbstverständlich, dass die Lebensdauer der Präventivknospen in hohem Grade abhängig ist von der Rindebildung der Bäume. Tritt Borkebildung ein, dann sterben mit der äusseren Rindeschicht auch die darin enthaltenen Knospen grösstentheils ab. Eigenartige Verhältnisse treten bei der Birke ein, deren Rinde zwar bei Betula odorata frühzeitig am unteren

Digitized by Google

Stamm in Borke übergeht, bei Betula pubescens dagegen sehr lange von geschichtetem Periderm allein bekleidet ist. Die Aussenrinde wie auch die Innenrinde werden durch reichliche Steinzellennesterbildung sehr hart. Wird eine ältere Birke über der Erde abgehauen, so erscheinen im nächsten Jahr reichliche Stockausschläge aus schlafenden Augen, die aber in demselben oder im nächsten Jahr durch Vertrocknen wieder absterben, weil die den steinharten Rindenkörper durchsetzenden Knospenstämme sich nicht entsprechend dem grossen Transpirationsbedarfe der Ausschläge zu verdicken im Stande sind.

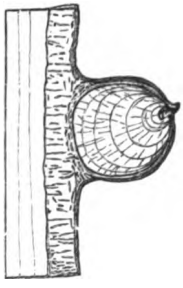


Fig. 78.
Durchschnittener Kugeltrieb der Rothbuche.

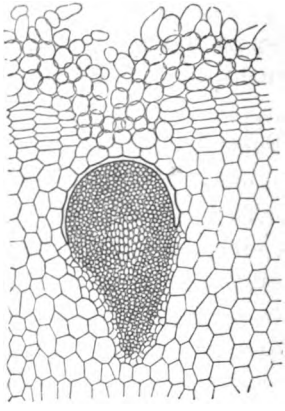


Fig. 79.
Adventivknospenbildung aus dem Callusgewebe der Pappel. T. H.

d) Wenn die Präventivknospen absterben, so lagert sich von da an das Holz der neuen Jahresringe über dem Knospenstamm, dessen intermediärer Zuwachs beendet ist, ab. Sehr oft tritt aber auch der Fall ein, das dieser Zuwachs schon aufhört, ehe die Knospen abgestorben sind. Alsdann führen letztere oft noch lange Zeit ein gleichsam parasitäres Leben in der Rinde, indem sie zu Kugeltrieben (Sphäroblasten) sich entwickeln.

Vollständig von dem Holzkörper des Muttersprosses getrennt, verdickt sich der in der Rinde gelegene kurze Holztheil der blattlosen Knospe allseitig, so dass sich ein Holzmantel nach dem anderen um denselben ablagert, der offenbar aus den in der Basthaut befindlichen Bildungsstoffen ernährt wird. Es entstehen Kugeln, welche die Grösse eines Hühnereies und mehr erreichen und leicht

Digitized by Google

mit dem Finger aus der Rinde herausgedrückt werden können. (Figur 78.)

Was die Entstehung und das Auftreten der Adventivknospen betrifft, so handelt es sich bei diesen um Neubildungen, welche entweder in dem jugendlichen, noch theilungsfähigen Meristem

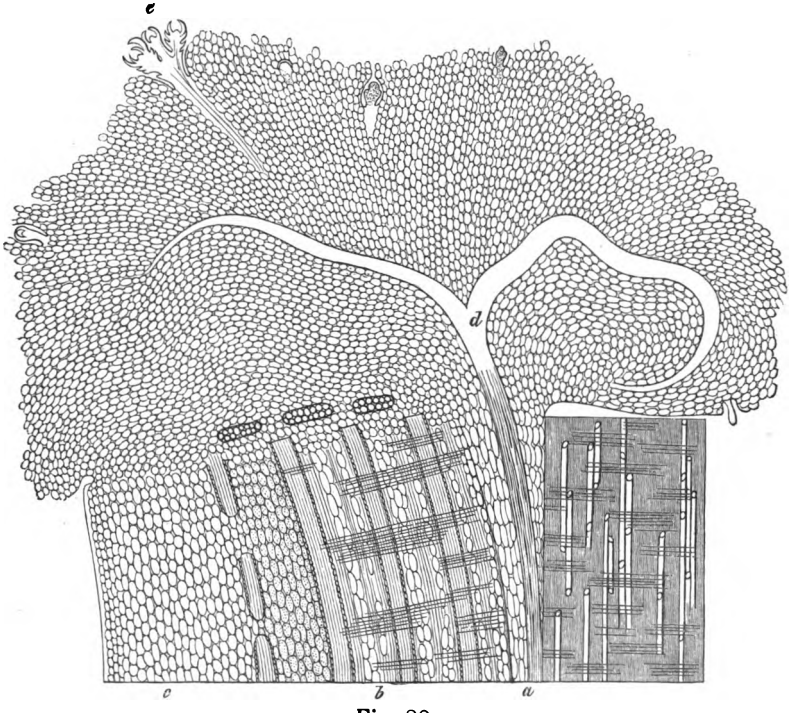


Fig. 80.

Durchschnitt durch einen Pappelzweig mit Ueberwallungswulst. Aus dem Cambialgewebe zwischen Holz und Bast a hat sich das parenchymatische Wundgewebe nach aussen kräftig entwickelt, wobei auch die lebenden Zellen der Rinde c und Basthaut b sich betheiligt haben. Im Innern entsteht aus dem Meristem ein neuer Holz- und Bastkörper d. Nahe der Oberfläche sind zahlreiche Adventivknospen in verschiedenen Entwicklungsstadien zu erkennen. Bei e ist die Entwicklung der Gefässbündel nach innen schon bis nahe an die Gefässbündel des Ueberwallungswulstes vorgeschritten. T. H.

eines Wundgewebes stattfinden, oder in ähnlicher Weise, wie dies bei der Entstehung von Seitenwurzeln näher beschrieben werden wird, endogen, im Anschlusse an das Meristem der Gefässbündel auftreten und das Gewebe der Aussenrinde gewaltsam durchbrechen. Ohne vorgängige Verletzungen treten Adventivknospen fast nur in

Digitized by Google

Wurzeln auf, woselbst sie als Wurzelbrutknospen bezeichnet werden und die Wurzelausschläge der Pappeln, Ulmen, Weisserlen u. s. w. bilden. An oberirdischen Axen und Blättern gehören sie zu den grössten Seltenheiten. (Begonienblätter.)

Von grosser Bedeutung ist dagegen die endogene Adventivknospenbildung für die Reproduction im Vernarbungsgewebe der Wunden. Im meristematischen Gewebe des Ueberwallungswulstes entstehen oft zahlreiche Zellnester nicht weit unter der Oberfläche. Es bilden sich Knospenspitzen (Figur 79), an denen Blattausscheidungen hervortreten und welche das einhüllende Wundgewebe gewaltsam durchbrechen, um als Adventivknospenausschläge weiter zu wachsen. In Figur 80 ist der Ueberwallungswulst am Stock einer Pappel mit den in verschiedenen Entwicklungstadien befindlichen endogenen Adventivknospenbildungen dargestellt. Die in denselben entstehenden Gefässbündel verlängern sich nach innen durch Umwandlung der parenchymatischen Theilungsgewebe und legen sich den Gefässbündeln an, welche im Anschluss an die Gefässbündel des Stammes im Innern des Ueberwallungswulstes entstanden sind. Das unter der Oberfläche des Callusgewebes entstehende Hautgewebe ist in Figur 79 gezeichnet.

b) Die Sprossaxe.

§ 19. Entwicklung der Knospe zum Spross.

Gehen wir nun zur Betrachtung des anatomischen Baues der typischen Sprossaxen über, so müssen wir mit dem Gewebe der Vegetationsspitze beginnen, in welchem alle Zellen der künftigen Gewebe einander noch nahezu gleichgestaltet, d. h. Urmeristem sind. Wenn auch in der Knospe der zarte jugendlichste Theil der Sprossaxe, das Knospenwärzchen (Gemmula ascendens), von den tiefer unten entspringenden Blattausscheidungen so umhüllt wird, dass er gegen äussere schädliche Einflüsse geschützt ist, so ist er doch frei, d. h. nicht von einer älteren Gewebsmasse bedeckt, wie das bei der Wurzelspitze der Fall ist.

In der Vegetationsspitze findet ein lebhafter Zelltheilungsprocess statt, der an sich nicht zu einer Vergrösserung der Pflanze führen würde, wenn nicht, wie wir schon oben gesehen haben, die aus der Theilung der Zellen hervorgehenden Tochterzellen alsbald

Digitized by Google

zur Grösse der Mutterzelle heranwüchsen. Auf der Vergrösserung der Zellen beruht also in der That alles Wachsen der Pflanzen, und diese Zellvergrösserung steht in Abhängigkeit von dem durch Diosmose herbeigeführten Turgor derselben.

In einer gewissen Entfernung von der aus den jüngsten Zellen bestehenden Vegetationsspitze hört der Zelltheilungsprocess allmählich auf, und es findet nun unter fortgesetzter Zellvergrösserung eine Umwandlung des Urgewebes in die verschiedenen Zellgewebsarten statt, die wir in dem vorigen Abschnitte kennen gelernt haben. Noch bevor diese weitere Entwicklung eingeleitet wird, haben sich in einer geringen Entfernung vom Scheitelpunkte der Sprossaxe die in der Peripherie gelegenen Zellen nach bestimmter gesetzmässiger Vertheilung zu kleinen Zellhügeln über die gemeinsame Sprossaxe erhoben und so die ersten Blattanlagen gebildet, die wegen ihrer Entstehung aus den oberflächlich gelegenen Zellen als exogenen Ursprungs bezeichnet werden.

Durch lebhafte Processe der Zelltheilung und des Zellwachsthums erheben sich diese Blatthügel zu den Blattausscheidungen, die wir zunächst in der Knospe kennen gelernt haben und deren weitere Entwicklung zu Blättern weiter unten dargestellt werden soll.

Man hat das Wachsthum der Thiere wohl als ein centrales, das der Pflanzen als ein peripherisches bezeichnet und damit sagen wollen, dass sich das wachsende Thier in allen seinen Theilen proportional vergrössert, während bei der Pflanze nach kurzer Zeit das Wachsthum eines Gewebes aufhört und die Vergrösserung sich nur auf bestimmte Punkte oder Regionen beschränkt, die naturgemäss nur in der Peripherie, d. h. auf der Aussenseite der Pflanze liegen können. Die Spitzen der Sprosse und der Wurzeln sind solche Vegetationspunkte mit theilungs- und wachsthumsfähigem Gewebe. Dann sehen wir aber auch zwischen Holz und Rinde, in der Rinde selbst und in dem Hautgewebe, theilungsfähige, meristematische Gewebe, durch welche die Sprossaxe in Stand gesetzt wird, sich zu verdicken und die wir desshalb als Verdickungsringe, als Korkcambium u. s. w. bezeichnen.

Die aus dem Theilungsgewebe der Vegetationsspitze hervorgehenden Zellgewebe gehen nach gewisser Zeit eine Umwandlung nach Grösse, Gestalt, Inhalt und Function ein, nach deren Been-

Digitized by Google

digung die Gewebsarten als Dauergewebe bezeichnet werden. Wir haben kennen gelernt, wie die verschiedenen Arten des Hautgewebes entstehen zum Schutze gegen die Aussenwelt beziehungsweise zur Regulirung des Stoffaustausches zwischen diesem und dem Pflanzeninnern. Mit der Entstehung des Strangsystems werden verschiedene Aufgaben im Pflanzenleben mehr oder weniger vollständig gelöst. Zunächst wird dadurch die Säfteleitung in der Pflanze nach verschiedenen Richtungen hin erleichtert, dann aber auch die Festigung des Pflanzenkörpers erreicht.

Um den Baum geschickt zu machen, die gewaltige Last des Stammes, seiner Aeste und Blätter zu tragen, ohne zu knicken oder zusammengedrückt zu werden, muss er aus festen, dickwandigen Organen aufgebaut sein. Der gewaltigen Kraft, welche der Sturm auf den Baum ausübt, indem er ihn umzubiegen sucht, muss dadurch entgegengetreten werden, dass zumal im unteren Stammtheile, wo gewissermassen die Hebelkraft des langen Schaftes am stärksten ansetzt, die Biegungsfestigkeit des Holzkörpers am grössesten ist. Wir werden sehen, dass in der That, wenigstens bei den Nadelholzbäumen, die der Sturmgefahr am meisten ausgesetzt sind, alle Organe des Holzes unten am dickwandigsten zu sein pflegen. Es kommt auch darauf an, dass die Pflanzentheile, zumal solche, die durch Sturm zu leiden haben, einen hohen Grad der Zugfestigkeit besitzen, so dass sie nicht zerreissen, wenn auf sie in der Richtung der Längsachse eine Zugkraft ausgeübt wird.

Im Pflanzenreiche tritt uns nun eine grosse Mannigfaltigkeit entgegen in der Art und Weise, wie die Festigung des Pflanzenkörpers erreicht wird.

Handelt es sich nur darum, ein Gewebe gegen äusseren Druck zu schützen, so verdicken sich die Zellen, ohne ihre isodiametrische Gestalt wesentlich zu ändern und werden zu Steinzellen, die oft gruppenweise z. B. in der Rinde der Bäume und der Früchte auftreten und Steinzellennester genannt werden.

Die harten Schalen der Sämereien und vieler Früchte bestehen aus solchen dickwandigen Steinzellen. Um dagegen einem Pflanzentheile einen hohen Grad von Biegungs- und Zugfestigkeit zu geben, finden wir in der Regel die diesem Zwecke dienenden Organe nicht allein sehr dickwandig, sondern auch langgestreckt und mit ihren spitzen Enden ineinandergreifend. Dieselben sind auch so

Digitized by Google

angeordnet, dass sie nicht alle in einer gleichen Horizontalebene endigen, sondern so, dass nur die Organe der in demselben Radius liegenden Elemente auf gleicher Höhe stehen, während die verschiedenen Radien in ungleicher Höhe endigen. Bei den dicotylen Holzstämmen bietet der aus Jahresringen, d. h. übereinandergeschachtelten Holzmänteln bestehende Holzkörper eine ausserordentliche Festigkeit, und bei den krautartigen Pflanzen sind die der Festigung dienenden Organe zu einem Hohlcylinder angeordnet, der bekanntlich einen hohen Grad von Widerstand gegen das Zerbrechen bietet. Die Festigkeit dieses Cylinders wird entweder durch die Holztheile der Gefässbündel oder zugleich durch reichliche Bastfasern des Bastringes vermittelt und endlich treten sehr oft noch einfache Stränge dickwandiger Sclerenchymfasern dicht unter der Epidermis in grosser Anzahl auf. Solche einfachen Stränge sind es auch, die nicht allein die Gefässbündel der Sprossaxe nach aussen als Gefässbündelscheiden schützen, sondern, wie wir gesehen haben, auch die Rippen und Nerven der Blätter nach aussen schützen. Auch das Hypoderma der Stengel und Blätter gehört zu den Festigungsgeweben der Pflanze.

Die Festigkeit eines Gewebstheiles wird aber keineswegs nur dadurch erreicht, dass die diesem Zwecke dienenden Zellen dickwandig werden, vielmehr beruht dieselbe auch bis zu einem gewissen Grade auf der Gewebespannung, welche einestheils eine Folge der Turgescenz der Zellen ist, die wir S. 5 besprochen haben, anderentheils durch das ungleichmässige Wachsthum verschiedener Gewebsarten derselben Pflanzenglieder herbeigeführt wird. Wenn ein junger Trieb sich aus der Knospe entwickelt, so befindet sich das Markzellgewebe desselben in einem Zustande der lebhaftesten Spannung, indem dasselbe sich in Folge der Turgescenz seiner Zellen weiter, und zwar in der Längsrichtung des Triebes, ausdehnen möchte, als dies durch das mit ihm innig verwachsene Gewebe der Gefässbündel zugelassen wird. Das Markzellgewebe wird durch letztere in seinem Wachsthum gehemmt, es befindet sich im Zustande der positiven Spannung oder Druckspannung, während das Gewebe der Gefässbündel durch das Markgewebe in den Zustand der negativen Spannung oder Zugspannung versetzt, d. h. in die Länge gezogen wird. Auch zwischen den Gefässbündeln, der Aussenrinde und dem Hautgewebe besteht Gewebe-

Digitized by Google

spannung, durch welche dem Pflanzenkörper eine gewisse Straffheit und Festigkeit verliehen wird. Dieselbe besteht nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch als Querspannung. Durch das Dickenwachsthum der Sprossaxe werden die äusseren Gewebe gezwungen, schnell an Umfang zuzunehmen. Dies geschieht im lebenden Gewebe durch eine auf Zellvermehrung und Zellwachsthum beruhende Dilatation, im todten Hautgewebe durch eine elastische Ausspannung der Epidermis oder der Korkhaut, die natürlich im gedehnten Zustande einen Druck, Rindendruck, auf die darunterliegen den Gewebe ausübt. Durch plötzliche Zuwachssteigerung der inneren Gewebe kann das Hautgewebe bis zu dem Grade ausgespannt werden, dass es in der Längsrichtung aufreisst. Das hat dann nicht nur ein Zusammenziehen der Korkhaut, sondern auch der mit ihr verwachsenen Rindengewebe zur Folge, die bis zum Holzkörper auseinander klaffen. Wenn das Zersprengen der Rinde zur Zeit erfolgt, wo die Rinde sich leicht vom Holzkörper loslöst, kann sogar eine Loslösung derselben stattfinden, wie Fig. 81 b

Fig. 81.

Aufplatzen der Rinde durch Sprengung der elastisch ausgedehnten Korkhaut. a bis zum Holz. b Mit gleichzeitiger Ablösung vom Holzkörper.

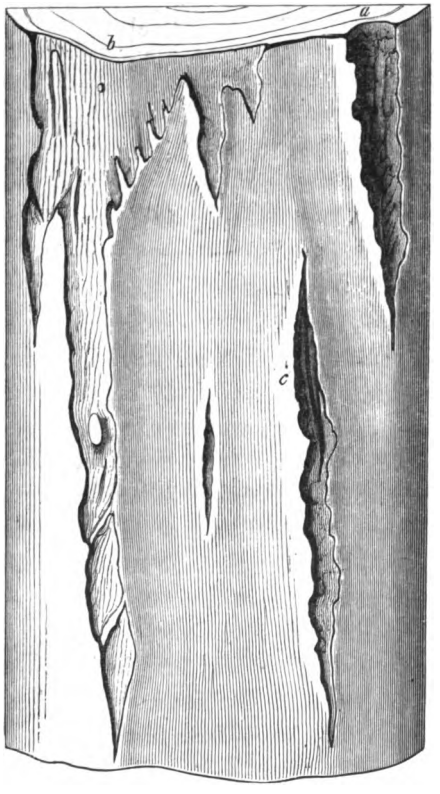


Fig. 82.

Hainbuche mit aufgeplatzter Rinde. a Riss bis zum Holzkörper. b Ueberwallter Riss. c Riss, der nur im oberen Theile auch den Holzkörper freigelegt hatte. $^1/_2$.

Digitized by Google

zeigt. Plötzlich licht gestellte Bäume, die zuvor in starkem Drucke erwachsen waren, zeigen solches gewaltsame Aufreissen der Rinde nicht selten. Fig. 82.

Der Rindendruck ruft auch mancherlei andere Erscheinungen hervor, so insbesondere den Ueberwallungswulst an Wundflächen, doch ist das in der Pflanzenkrankheitslehre zu besprechen.

Der durch die Verdickung der Sprossaxe bewirkte Rindendruck ist in jeder Jahreszeit nahezu der gleiche, und somit kann derselbe nicht, wie geschehen ist, als Ursache der Verschiedenheit im Holze des Jahrringes bezeichnet werden.

§ 20. Bau der Cryptogamen.

Sehen wir nun, wie bei den verschiedenen Pflanzengruppen die Gewebssysteme in der Sprossaxe zur Ausbildung gelangen, so ist zunächst für die Cryptogamen auf die interessante Thatsache hinzuweisen, dass fast immer am Scheitelpunkte der Vegetationsspitze sich eine bestimmt geformte Zelle, die Scheitelzelle, als die Mutter aller dahinter liegenden Zellen erkennen lässt. Aus ihr entsteht nach bestimmten Gesetzen eine Tochterzelle nach der anderen, deren weiter fortgesetzte Theilungsprocesse dann das Zellgewebe der Vegetationsspitze erzeugen. Die Scheitelzelle selbst zeigt eine an der Vegetationsspitze abgewölbte Aussenfläche und entweder zwei oder drei im Gewebe eingeschlossene Seitenwände. Im ersteren Falle entstehen in regelmässiger Folge abwechselnd neue Scheidewände auf der einen und dann auf der anderen Seite parallel zu den schon vorhandenen Wänden. Ist die Scheitelzelle dagegen vierseitig, d. h. hat sie ausser der freien dreiseitigen, gewölbten Aussenfläche noch drei Seiten, die einer Pyramide gleich im Gewebe eingeschlossen sind, so entstehen die neuen Scheidewände nach einander so, dass jede Segmentwand pararell zur drittletzten, also in einem Winkel von 120° zur letzten Wand, angelegt wird.

Die neuen Zellen, welche von der sich gleichzeitig immer wieder vergrössernden Scheitelzelle abgeschnitten werden, stehen also in drei Längsreihen, in denen jede neugebildete Zelle höher steht, als die zuvor entstandene. Die nach dem Alter aufeinander folgenden Zellen bilden eine aufsteigende Schraubenlinie.

Digitized by Google

Die aus der Scheitelzelle hervorgegangenen Zellen erleiden weitere Zelltheilungen, und sind es bestimmt angeordnete, in der Aussenfläche liegende Zellen, welche in der Folge die Anlagen zu den Blättern und Seitensprossen bilden, die daher exogenen Ursprunges sind.

Bei den meisten Gefässcryptogamen sondert sich im Centrum ein Gefässbündel aus, welches lediglich der Axe angehört, d. h. stammeigen ist. Die Blattspurstränge legen sich diesem centralen Bündel an.

Bei den Farren tritt an Stelle des centralen Bündels ein Hohlcylinder von meist breitbandförmigen, oft festungsartig gruppirten Gefässbündeln, welche die Grundgewebe in Mark und Rinde trennen. Sie verlaufen in der Längsrichtung des Stammes, sich bald weit von einander trennend, wo die Insertionsstelle eines Wedels gelegen ist, bald sich eng aneinander legend. Die Blattspurstränge der Wedel, die sehr verschieden gestaltet sein können, legen sich den breiten Bündeln des Stammes seitlich an.

§ 21. Bau der Monocotylen.

Bei den Phanerogamen ist es nicht eine bestimmte Scheitelzelle, welche ausschliesslich als Ausgangspunkt aller Neubildungen zu betrachten ist, vielmehr erkennt man am Vegetationspunkte eine grosse Anzahl meristematischer Zellen, welche sich gleichzeitig an dem Process der Zellbildung betheiligen, ohne dass man eine derselben als den Ausgangspunkt dieser Zelltheilungsprocesse bezeichnen kann. Man hat den Versuch gemacht, in diesen jüngsten Theilungszellgeweben Zellgruppen auszusondern, die man als die Mutterzellen der Haut (Dermatogen), der Aussenrinde (Periblem) und der Gefässbündel sowie des Markgewebes (Plerom) bezeichnet hat.

In der That kann man in vielen Fällen wohl die genannten Gewebsarten auf bestimmte Meristemzellen der Vegetationsspitze zurückführen, oftmals hält es aber auch schwer, die genannte Trennung des jungen Zellgewebes in Dermatogen, Periblem und Plerom durchzuführen.

Aus dem Urmeristem der Vegetationsspitze sondern sich die verschiedenen Arten des Dauergewebes, die wir in der Gewebslehre kennen gelernt haben, aus, und tritt hierbei eine durch-

Digitized by Google

greifende Verschiedenheit zu Tage bezüglich der Monocotylen und der Dicotylen.

Bei den Monocotylen entstehen wie bei den Dicotylen die Blattspurstränge im Meristem des Vegetationskegels, und zwar in der Regel eine grosse Anzahl für jedes Blatt, welches meist den Stengel mit einer breiten Blatt- oder Blattstielbasis umfasst. Die Blattspurstränge jedes Blattes verlängern sich sodann nach unten durch eine Anzahl von Internodien, und zwar so, dass sie nicht zwischen die Blattspurstränge der älteren Blätter treten, sondern ausserhalb derselben, also näher der Rinde verlaufen, und endlich nahe der Stammoberfläche sich den älteren Gefässbündeln anlegen und mit ihnen verwachsen. Im Querschnitte des Stammes sieht man somit, der Mitte zunächst, die Querschnitte der ältesten Gefässbündel, die in ihrem oberen, in der Regel dickeren Theile durchschnitten sind, je weiter nach aussen um so kleiner sind die Gefässbündelquerschnitte, da sie die unteren, verdünnten Enden der jüngeren, höher am Stamme entsprungenen Blattspurstränge sind. Die Gefässbündel sind geschlossen, d. h. sie sind nach der Umbildung der Procambialstränge nicht mehr verdickungsfähig.

Das Dickenwachsthum der Axe hört somit auch frühzeitig auf und ist auf die jüngeren Theile beschränkt, in denen noch meristematische Gewebe sich finden, in welchen Blattspurstränge entstehen und sich nach unten verlängern können. Es giebt aber auch Monocotylen, in denen sich nach Ausbildung der Blattspurstränge nachträglich nahe der Peripherie und ausserhalb des von Blattspursträngen durchzogenen Gewebecylinders ein Verdickungsring aus Meristemgewebe bildet. In diesem Cambiummantel findet eine Zellabschnürung nach innen zu statt, durch welche ein Gewebe entsteht, in welchem neue, stammeigene Gefässbündel sich bilden. Diese zeigen in der Längsrichtung einen welligen Verlauf und verwachsen vielfach unter einander. So entsteht das Dickenwachsthum vieler Graslilien, von Dracaena Draco, Yucca, Aloe etc.

§ 22. Bau der Dicotylen und Gymnospermen.

Ganz anders ist der Verlauf der Gefässbündel bei den Stämmen der Dicotylen und Gymnospermen. Die nahe der Vegetationsspitze entstehenden, nach oben in die Blätter ausbiegenden Blatt-

Digitized by Google

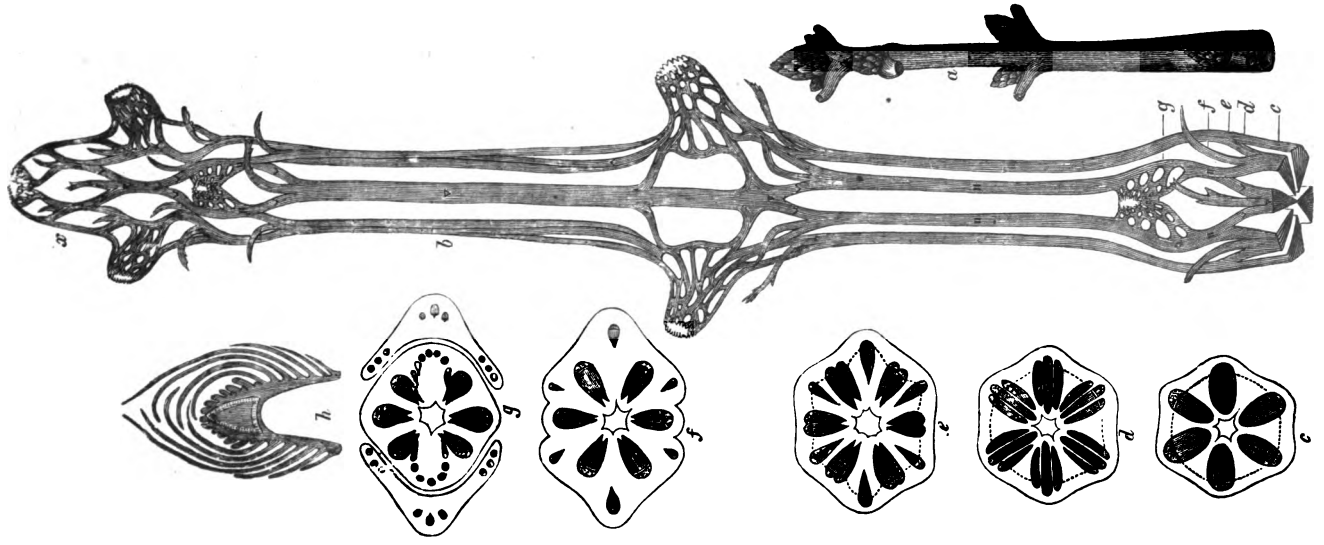


Fig. 83.

Gefässbündelskelett von Atragene alpina, an dem die Blattspurstränge und die Verwachsung mit den unteren Enden der höher entsprungenen Blattspurstränge zu dem Gefässbündelkreise zu erkennen ist. Der Querschnitt g zeigt, wie sich die Blattspurstränge der Axillarknospen an die Gefässbündel des Muttersprosses anlegen. (cf. S. 76.) T. H.

Digitized by Google

spurstränge treten, nach unten sich verlängernd und oftmals sich gabelnd, zwischen die Gefässbündel der älteren Blätter, bilden mit diesen einen Kreis und legen sich in der einen oder anderen Weise seitlich den älteren Gefässbündeln an, mit ihnen ein wenigstens in jugendlichstem Zustande deutlich erkennbares, von zahlreichen Maschen durchbrochenes Scelett darstellend. Fig. 83. Der Kreis von Gefässbündeln trennt das Grundgewebe in Mark, Aussenrinde und in Markstrahlgewebe. Bei vielen Krautgewächsen kann man auch an älteren Axen noch deutlich den Verlauf der einzelnen Blattspurstränge durch Maceration dem Auge sichtbar machen, und erkennt man dann, dass dieselben nach oben, wo sie in die Blätter ausbiegen, aus dem Kreise heraustreten, nach unten dagegen streng parallel mit der Mittelaxe, aber dabei in der Regel in tangentialschiefer Richtung so verlaufen, dass sie abwechselnd nach rechts und links ausbiegen, sich dabei gabeln und mit den benachbarten Strängen verschmelzen.

Nur selten bildet sich ausser dem normalen Kreise von Blattspurssträngen noch ein zweiter Kreis ausserhalb oder innerhalb desselben. Derselbe repräsentirt entweder ebenfalls Blattspurstränge oder es entsteht, wie bei den verdickungsfähigen Monocotylen, aus der primären Rinde ein Cambiumring, aus welchem neue stammeigene Gefässbündel hervorgehen.

Wir haben schon S. 77 gesehen, dass bei den aus dem Procambium der Vegetationsspitze hervorgehenden Gefässbündeln der Dicotylen und Gymnospermen der Holztheil fast immer nach innen, der Basttheil nach aussen zu liegt, und dass die ursprünglich ungemein zarten Bündel bei der Entwicklung der Knospe und des Triebes sich nicht allein verlängern, sondern auch verdicken, indem zwischen Holz- und Basttheil das Cambialgewebe einen lebhaften Zelltheilungsprocess vollzieht. Das dadurch herbeigeführte Dickenwachsthum wird als primäres bezeichnet.

Das zwischen den einzelnen Blattspurssträngen (Fig. 84 A) gelegene Grundgewebe muss durch entsprechende Zelltheilungs- und Wachsthumsprocesse sich an der Verdickung der Sprossaxe betheiligen. Im jugendlichsten Zustande derselben betheiligt sich auch das Zellgewebe der Rinde und Haut daran. Das zwischen Holz und Bast gelegene Cambium der Blattspurstränge wird Fascicularcambium (Fig. 84 A fc) genannt.

Digitized by Google

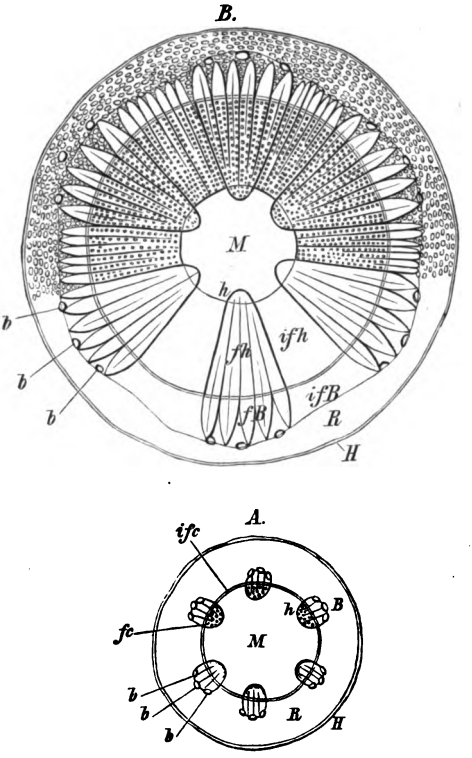


Fig. 84.

Schematische Darstellung der Entstehung des geschlossenen Holzringes. Fig. A zeigt die Blattspurstränge im Grundgewebe liegend. B stellt den Basttheil dar, vor welchem drei Bastfaserbündel b b b zum Schutz gelagert sind. h ist der Holztheil des primären Holzes. f c zeigt das Fascicularcambium, i f c das soeben im Grundgewebe entstandene Interfascicularcambium, welches mit jenem den Verdickungsring darstellt, und das Grundgewebe in Mark M und Rinde R theilt. H bedeutet die Epidermis.

Fig. B zeigt den fertigen Jahrestrieb im Durchschnitt. Durch das Fascicularcambium ist das secundäre Holz f h und Bastgewebe f B entstanden und die Schutzstränge b b b sind weit nach aussen gedrängt und auseinandergetreten. Das Interfascicularcambium hat zwischen den verdickten Blattspursträngen Holz i f h und Bast i f B erzeugt und dadurch den Mantel geschlossen, der von zahlreichen Markstrahlen durchzogen wird. Der Basttheil spaltet sich mit dem Dickenwachsthum in viele Theile, indem die darin gelegenen Markstrahlen sich nach aussen durch Zellwachsthum vergrössern. (Nach Sachs).

Digitized by Google

Bei perennirenden Pflanzen gehört es zu den Seltenheiten, dass sich das Dickenwachsthum auf die Thätigkeit des Fascicularcambiums beschränkt, vielmehr entsteht in der Regel sehr bald ein geschlossener Holz- und Bastring dadurch, dass auch im Grundgewebe zwischen den Gefässbündeln sich durch tangentiale Zellwandbildung ein interfasciculares Cambium bildet (A ifc), welches unmittelbar an das fasciculare Cambium sich anschliessend mit diesem einen vollständigen, geschlossenen Cambiummantel darstellt, der nun in der Folge nach innen Holz, nach aussen secundäre Rinde, d. h. einen geschlossenen Holzring und einen diesen umgebenden geschlossenen Bastmantel erzeugt.

Der Cambiummantel oder Verdickungsring erhält sich für alle Folgezeit zwischen Holz und Innenrinde und von ihm gehen die Processe der Verdickung aus. Im Ruhezustande, d. h. des Winters, ist derselbe wohl in der Regel nur eine Zellschicht breit und wenn er auch aus zwei oder drei Zellschichten bestehen sollte, so ist er doch nie mit unbewaffnetem Auge als solcher zu erkennen. Im Frühjahre, nachdem die Erwärmung einen gewissen Grad erreicht hat und genügende active Bildungsstoffe zur Ernährung des Cambiums vorhanden sind, beginnt im Cambiummantel eine vegetative Zelltheilungsthätigkeit, die dreifach verschiedener Art ist.

Die Cambialzellen sind theils kurzzellig, nämlich da, wo Markstrahlen den Cambiummantel durchsetzen, theils haben sie Fasergestalt. Ihre peripherische Breite ist dieselbe, welche die fertigen Organe des Holzes und Bastes besitzen (Fig. 59c, Fig. 85c), dagegen ist ihr radialer Durchmesser ein verkürzter. Oben und unten sind sie keilförmig zugespitzt, wie die Tracheiden des Nadelholzes und stehen nicht in gleicher, vielmehr endigen die den benachbarten Radien angehörenden Cambialfasern in ungleicher Höhe. Die Theilungsvorgänge in der Cambialzone beziehen sich zunächst auf eine Zellvermehrung in demselben Radius durch einen Theilungsprocess in tangentialer Richtung. Wahrscheinlich geht der Process immer von einer Cambialzelle zwischen Holz und Bast aus, welche als Initiale bezeichnet wird. Durch Zweitheilung entsteht eine Gewebemutterzelle, entweder nach aussen oder nach innen, während die andere von den beiden Tochterzellen den Initialcharakter übernimmt. Aus der Gewebemutterzelle entstehen nun zwei oder selbst vier Gewebezellen, die je nach der Seite, nach welcher jene ab-

Digitized by Google

geschnürt worden ist, entweder zu den Organen des Holzes oder zu denen des Basttheiles sich ausbilden. Es ist in der Regel nicht möglich, genau zu sagen, welche Zelle im Radius, also etwa zwischen c und d in Fig. 85 als Initiale zu bezeichnen ist.

Nach der Holzseite zu erfolgt die Neubildung von Zellen wohl immer lebhafter, als nach der Aussenseite, wesshalb der Holzkörper eine weit grössere Massenentwicklung erreicht, als die Rinde. In der Jugend zeigen die Bäume im Allgemeinen eine grössere Rindenproduction im Vergleiche zur Holzbildung, als im höheren Alter. Bei der Rothbuche z. B. beträgt die Rinde vom ganzen Baume

im	10	jähr.	Alter	etwa	11 %
„	20	„	„	„	9 „
„	30	„	„	„	7,6 „
„	40	„	„	„	6,9 „
„	50	„	„	„	5,9 „
„	60	„	„	„	5,8 „
„	140	„	„	„	5,8 „

Da nun die Buche keine Rinde durch Borkebildung verliert, so scheint es, dass vom 50. Lebensjahr an sich Rinde- und Holzproduction etwa gleich bleiben. Weitere Untersuchungen über den Einfluss des Standortes, der Erziehungsart und der Stammklassen auf die Rindeproduction dürften vielleicht nicht uninteressante Aufschlüsse für die verschiedenen Holzarten gewähren.

Eine zweite Art der Zelltheilung im Cambium vergrössert die Zahl der Cambialzellen im Umfange der Sprossaxe und endlich erfolgt da, wo neue secundäre Markstrahlen entstehen, eine horizontale Zelltheilung, indem eine oder eine Gruppe von Cambialfasern zu Markstrahlcambium umgewandelt wird. Die noch unfertigen Organe des Holzes werden, bevor sie in den Splintzustand übergegangen sind, als Jungholz (Fig. 85 zwischen a und c) bezeichnet und die noch unfertigen Bastorgane nennt man Jungbast (Fig. 85 zwischen d und b). Die neu gebildeten Organe des Holzes und Bastes sind als Abkömmlinge der Cambialzellen in radialen Reihen angeordnet (Fig. 85) und behalten auch oft diese Stellung bei, wenn sie ihre Gestalt und Länge beim Uebergange in den Dauerzustand nicht wesentlich verändern oder doch bei der Verlängerung sich mit ihren keilförmigen Enden gleichmässig zwischen einander schieben (Nadelholz).

Digitized by Google

Ein Vergleich der Fig. 85 und 59 (S. 96) zeigt, wie diese regelmässige Anordnung fast vollständig verloren gehen kann dadurch, dass sich einzelne Gewebezellen sehr vergrössern, d. h. ihren Querdurchmesser so erweitern, dass die Nachbarorgane zur Seite geschoben oder zusammengepressst werden, oder ferner dadurch, dass sich die Organe ungleichmässig verlängern und ihre Enden unregelmässig zwischen einander schieben. Im Querschnitt wird dadurch nicht allein die radiale Anordnung gestört, sondern es erscheinen auch die Durchschnitte der Zellen je nach dem Theile, der vom Schnitt getroffen ist, bald gross und bald sehr klein.

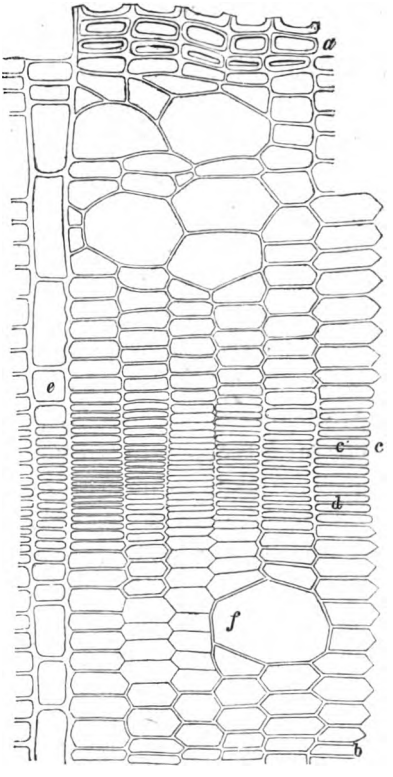


Fig. 85.

Querschnitt aus dem Jungholz und Jungbast der Pappel. a zeigt die Grenze des letzten Jahrringes. b die Grenze des vorjährigen Bastes. Zwischen c und d liegt die aus Initialen und Gewebemutterzellen bestehende Schicht. e ein Markstrahl. f eine sich bildende Siebröhre. T. H.

Wir werden bei Darstellung des Wachsthums der Gesammtpflanze sehen, dass alljährlich der aus einer oder zwei Cambialzellschichten bestehende Mantel zwischen Holz und Bast zu neuer Zelltheilungsthätigkeit erwacht und daselbst den Baum mit seinen Zweigen verdickt durch Neubildung eines Holz- und Bastmantels. Wie ein Blick auf Figur 84 zeigt, werden die ausserhalb des Cambialringes gelegenen Gewebe durch die Verdickung genöthigt, fortwährend ihren Umfang zu vergrössern, da ja sonst ein Einreissen stattfinden müsste.

Das Hautgewebe vergrössert sich durch Zellvermehrung und Zellwachsthum in der Phellogenschicht. Bei der Borkebildung werden die Borkeschuppen abgestossen oder trennen sich in den Borkerissen von einander. Das Rindenzellgewebe besitzt die

Digitized by Google

Fähigkeit der Zellvermehrung, die natürlich zu einer peripherischen Anordnung der Zellen führt. Das Bastgewebe vergrössert sich in seinen äusseren Theilen durch Vermehrung und Wachsthum aller lebenden parenchymatischen Zellen. Oftmals sind es wenigstens anfänglich fast nur die Zellen der in der Basthaut gelegenen grossen Markstrahlen, die in Folge ihrer Zellvermehrung und Zellvergrösserung sich nach aussen verbreitern. Die festen Organe des Bastgewebes (Hartbast) bilden ein grossmaschiges Netzwerk, welches nach Beseitigung aller dünnen Zellgewebe durch Maceration den technischen Bast (Linde) liefert. In anderen Fällen wird das ganze Bastgewebe in zahllose kleinere Gruppen zerspalten, und wenn die Gewebe des Siebtheiles der Gefässbündel sich nicht etwa durch Festigkeit und Farbe von dem Gewebe der Markstrahlen unterscheiden, so erscheint die ganze Innenrinde oder Basthaut als ein gleichartig gebautes Gewebe.

Die Cambialfasern bewahren in einer bestimmten Baumhöhe entweder ihre gleiche Länge, oder es findet mit zunehmendem Alter des Baumes in bestimmter Baumhöhe eine Längenzunahme derselben statt, so dass also z. B. in Brusthöhe beim jungen Baume die Cambialfasern erheblich kürzer sind, als beim älteren Baume. In der Regel nimmt die Länge einige Decennien zu und bleibt sich dann gleich. Auch in den verschiedenen Baumhöhen kommen grosse Verschiedenheiten vor, auf die wir erst bei der Jahrringbildung im letzten Abschnitte näher hinweisen wollen.

Mit der Längenzunahme der Cambialfasern hat man die sehr verbreitete Erscheinung des Drehwuchses in Verbindung gebracht, die darin besteht, dass die Längsfasern der Bäume im höheren Alter nicht senkrecht, sondern schief zur Axe des Baumes verlaufen. Selten (Guajakholz) kommt eine schräge Stellung der Organe in radialer und tangentialer Richtung vor, fast immer beschränkt sie sich auf die Richtung der Tangente und kann man oft, zumal bei fasrigen Borken die Drehung schon an der Rinde erkennen.

Sehr auffällig ist sie bei der Rosskastanie und den Syringen, doch kommen auch bei der Kiefer zuweilen sehr bedeutende Drehungen vor. Von 167 untersuchten Holzarten zeigen normaler Weise 111 Arten diese Eigenthümlichkeit. Bei derselben Holzart kommen Individuen mit schwacher und starker Drehwüchsigkeit vor, und kann dieselbe im Alter sich bedeutend steigern.

Digitized by Google

c) § 23. Die Blätter.

Gehen wir von der Betrachtung der Sprossaxe zu der der Blätter über, so erscheint es zunächst gerechtfertigt, diese als meist flächenförmig entwickelte Abspaltungen oder Auswüchse der Sprossaxe anzusehen, welche sich nahe unter der aus Urmeristem bestehenden Vegetationsspitze als kleine Hügel aus dem Gewebe derselben erheben und bei ihrer weiteren Entwicklung alle die Gewebsformen zeigen, die wir in der Sprossaxe vorfinden. Die Epidermis setzt sich ununterbrochen von der Axe aus über das ganze Blatt fort, das Rindengewebe findet sich im Blatt als Mesophyll oder Blattfleisch und hat mit seinen chlorophyllhaltigen Zellen die Ernährungsthätigkeit, d. h. die Assimilation zu vollziehen. Die Gefässbündel der Sprossaxe setzen sich in das Blatt fort und werden ja desshalb Blattspurstränge genannt. Nur das Markgewebe findet sich als solches nicht im Blatt und es fehlt dem Blatte auch das Urmeristem der Vegetationsspitze der Sprossaxe. Es endet also nie mit einer Knospe, da bei der Entwicklung des Blattes alle Gewebspartien sich betheiligen, ohne dass ein Theil im meristematischen Zustande verharrt. Im Knospenzustande nehmen die jugendlichen Blätter eine sehr verschiedenartige Lage ein, auf die hier nicht eingegangen werden kann, nur soll darauf hingewiesen werden, dass in der Periode der Streckung und Entfaltung in der Regel die obere Blattseite sich eine Zeit lang mehr streckt, als die untere, in Folge dessen das vorher nach innen gekrümmte Blatt eine gerade Fläche einnimmt. Vom physiologischen Gesichtspunkte aus kann man den Blattstiel und die Blattspreite unterscheiden. Ersterer scheint im Wesentlichen dazu zu dienen, dem Blatte eine angemessene Stellung zum Lichte zu ermöglichen und daneben den Widerstand der Blattfläche gegen die zerreissenden Wirkungen des Windes und Wetterschlages zu steigern. Die Fähigkeit der Blattfläche, sich ähnlich einer Wetterfahne immer so zu stellen, dass dem Winde die kleinste Angriffsfläche sich darbietet, wird noch erhöht durch die Eigenthümlichkeit des Blattstieles mancher Pflanzen, z. B. der Pappeln, an ihrer Spitze nicht rundlich, sondern platt, gleichsam zusammengedrückt zu sein.

Die Blattspreite ist der physiologisch wichtigste Theil des Blattes, indem sie das den Assimilationsprocess vollziehende chlo-

Digitized by Google

rophyllhaltige Zellgewebe (Mesophyll) in einer dem Lichte möglichst Zugang gewährenden dünnen Schicht enthält; man vergl. Fig. 30 u. 62.

Die Blattfläche ist so eingerichtet, dass diese dünne Gewebsschicht dem Lichte flach ausgebreitet dargeboten werden kann, die allzugrosse Verdunstung des Wassers aus derselben verhindert, die Transpiration überhaupt regulirt wird, dass ferner das Zuströmen neuer assimilirbarer Stoffe zu den chlorophyllhaltigen Zellen vermittelt, und der Abfluss der Assimilationsproducte nach der Sprossaxe hin ermöglicht wird, dass endlich die zarte Gewebslamelle vor dem Zerreissen durch den Wind geschützt wird. Die Einrichtungen der Oberhaut, welche diesen Zwecken dienen, haben wir kennen gelernt. Ihre Elasticität und Festigkeit und die Cuticularisirung der Aussenwandung der Oberhautzellen schützt das Blatt vor dem Vertrocknen, die Spaltöffnungen, die sich öffnen und schliessen können, gestatten eine geregelte Transpiration und die Aufnahme der Kohlensäure, sowie das Ausströmen des Sauerstoffs. Die häufig auftretenden Behaarungen schützen das Blatt gegen ungünstige äussere Einflüsse, z. B. Pilze, Insecten, allzu intensives Sonnenlicht u. s. w.

Das Mesophyll ist bei Blättern mit ausgeprägter Ober- und Unterseite so gestaltet, dass die dem Lichte zugekehrte Seite aus dichtstehenden, pallisadenförmig angeordneten, mit Chlorophyll reichlich ausgestatteten Zellen besteht, während die untere Hälfte mit chlorophyllarmen, sehr grosse Intercellularräume zeigenden Zellgeweben erfüllt ist, so dass das Zuströmen und der Abfluss der Gase und des Wasserdunstes von den Spaltöffungen zu dem Pallisadenzellgewebe und umgekehrt sehr erleichtert ist.

Die Gefässbündel endlich, welche die Blattrippen und Nervatur darstellen, haben eine physiologische und eine mechanische Aufgabe. Erstere besteht darin, Wasser und mineralische Nährstoffe den assimilirenden Zellen zuzuführen, sowie die Assimilationsproducte aus dem Blatte hinaus in die Zweigaxe zu leiten.

Die Zuleitung von Wasser und Aschenbestandtheilen ist Aufgabe des Holztheiles, der natürlich den der Oberseite des Blattes zugekehrten Theil des Gefässbündels ausmacht. In den letzten Verzweigungen, welche überall der Blattsubstanz das Wasser zuführen, besteht der Holztheil nur noch aus Spiralgefässen und

Digitized by Google

Spiraltracheiden, die offenbar am meisten geeignet sind, durch die äusserst zarten, den Parenchymzellen sich eng anschmiegenden, von Spiralen ausgespannt erhaltenen Wandungen Wasser an die assimilirenden Zellen des Blattes abzugeben. Die Assimilationsproducte werden von den auf der Aussenseite (Unterseite des Blattes) des Gefässbündels gelagerten Siebröhren oder Cambiformzellen aufgenommen und fortgeführt.

Die mechanische Aufgabe der Gefässbündel oder der Nervatur besteht zunächst darin, die Blattfläche flach ausgespannt zu erhalten etwa so, wie die Speichen eines Regenschirmes den dünnen Ueberzug straff ausspannen. Um dies zu ermöglichen, sind die Gefässbündel oft zu beiden Seiten von Strängen sclerenchymatischer Organe eingeschlossen, die um so kräftiger entwickelt zu sein pflegen, je dünner die Blattfläche an sich ist. Dadurch kommt es denn, dass die Blattrippen und Nerven beiderseits über die Blattoberfläche hervortreten.

Eine andere mechanische Aufgabe der Nervatur besteht darin, das Blatt vor dem Zerreissen zu schützen. Zwar dient dieser Aufgabe in der Regel auch eine knorplige Verdickung des Blattrandes, die durch reichliche Entwickelung dickwandigen Hypodermas zu Stande kommt, doch genügt solche meistens nicht, um das Zerreissen grösserer Blätter bei heftigem Winde zu verhindern. Man erkennt dies am besten an den grossen Blättern der Musa, deren Nervatur so gestaltet ist, dass die von der Mittelrippe entspringenden Seitenrippen ohne Verbindung parallel zum Blattrande verlaufen. Sie werden bekanntlich vom Winde sehr leicht so zerrissen, dass vom Blattrande aus bis zur Mittelrippe die Blattfläche einschlitzt.

Bei den meisten Blättern verhindert die Nervatur das Einreissen, indem entweder die Seitenrippen nahe dem Blattrande bogenförmig nach vorn umbiegen und mit den nächst höheren Blattrippen verwachsen oder dass sie gerade bis zum Blattrande verlaufen und hier meist in den Zähnen endigen, dass aber secundäre und tertiäre Rippen, die seitlich von ihnen entspringen und ebenfalls direct zum Rande verlaufen, das Einreissen verhindern. Durch zahlreiche, wenn auch schwächere Querverbindungen zwischen den Seitenrippen wird deren mechanische Aufgabe noch unterstützt. Bei den meisten Monocotylen entspringt eine Mehrzahl von Nerven

Digitized by Google

dem Blattstiel und verläuft mehr oder weniger parallel oder bogenförmig zur Spitze des Blattes und sind dieselben bei breiten Blättern noch untereinander verbunden. Wo diese seitliche Verbindung fehlt, kann leicht ein Aufreissen des Blattes von dessen Spitze aus erfolgen. Bei kleinen oder fein zertheilten Blättern sind die vorgenannten Schutzeinrichtungen nicht nothwendig.

d) § 24. Metamorphosirte und reducirte Sprossformen.

Kurze Erwähnung mögen hier noch die wichtigeren Metamorphosen finden, welche die Sprosse gewisser Pflanzen erleiden, um bestimmten äusseren Verhältnissen sich anzupassen.

In sehr trockenheissen Gegenden, auf Standorten, auf denen der Boden den Wurzeln sehr wenig, ja vorübergehend gar kein Wasser zuzuführen vermag, können natürlich die meisten Pflanzen nicht existiren, und sind es nur gewisse Pflanzenarten und Pflanzenfamilien, die dadurch widerstandsfähig geworden sind, dass sie eine auffallend geringe Oberflächenentwickelung zeigen. Es sind dies die sogenannten Fettpflanzen oder Succulenten. Dass solche Pflanzen eine entsprechend geringe Zuwachsgeschwindigkeit zeigen müssen, ist selbstverständlich. Entweder ist bei ihnen die Sprossaxe sehr fleischig geworden, während die Blätter ganz oder grösstentheils verkümmert sind (Cactusarten, einige Euphorbiaceen), oder die Axe ist dünn, aber die Blätter sind sehr fleischig (Crassulaceen, Sempervivum etc.) Auch können die Sprossaxen dünn geblieben sein, während die Blätter ganz verkümmert sind. Erstere müssen dann durch ihr Chlorophyll die Functionen der Blätter vollziehen z. B. bei Equisetum, Spartium junceum. Nicht selten nehmen in solchen Fällen die Sprossaxen die flächenförmige Gestalt der Blätter an und werden dann Cladodien genannt (Phyllocladus, Ruscus.)

Eine andere Gruppe metamorphosirter Sprosse dient dazu, solche dünne Laubsprosse, welche das Gewicht der Blätter, Blüthen und Früchte nicht für sich allein zu tragen und dem Lichte zuzuführen vermöchten, zu befähigen, an fremden Körpern emporzuklettern. In manchen Fällen bilden sich an den dünnen Sprossaxen Haftwurzeln (Epheu), oder die Sprossaxen selbst haben die Eigenschaft, fremde Gegenstände schraubenförmig zu umwinden und an ihnen emporzuklettern. Solche Schlingpflanzen sind Hopfen,

Digitized by Google

Bohnen, Winden u. s. w. In vielen Fällen sind es nur bestimmte Theile einer Sprosse, welche die Eigenschaft des Umwindens zeigen und Ranken genannt werden. Bei Clematis, Tropaeolum u. s. w. sind es die langen, dünnen Blattstiele, bei Erbsen und Linsen die verlängerte Mittelrippe des Blattes, beim Wein und Kürbis bestimmte zu Ranken umgewandelte Sprosse.

Schutzorgane gegen Angriffe grösserer Thiere sind die Dornen, die entweder aus einer Metamorphose der Laubblätter (Berberis) oder der Zweige (Rhamnus, Crataegus, Gleditschia) hervorgehen. Dass auch Oberhautbildungen sowohl als Schutzorgane wie als Kletterorgane dienen können, sei hier nur kurz erwähnt. (Stacheln von Rubus, Rosa, Stachelhaare u. s. w.)

Als Vermehrungsorgane dienen sehr viele, mannigfach umgestaltete Sprossbildungen. Oft entwickeln sich nahe über der Erde Seitenknospen zu langen Sprossen, die auf der Erde hinlaufend, schliesslich ihre Endknospe zu einem neuen beblätterten Triebe entwickeln, der in Berührung mit dem Erdboden durch Adventivwurzelbildung zu einer selbständigen Pflanze wird (Erdbeere).

Bei anderen Pflanzen entwickeln sich aus den unterirdischen Sprosstheilen sogenannte Kriechtriebe, die in mannigfach verschiedener Weise die Verbreitung und Vermehrung der Pflanze unter der Erdoberfläche vermitteln. Sehr viele Gräser und Labiaten verbreiten sich auf diesem Wege und bilden entweder dichte Rasen oder es wandern die Pflanzen schneller, indem in grösseren Entfernungen neue Sprosse über dem Boden hervorkommen.

An solchen Kriechtrieben entstehen auch wohl zunächst knollige Verdickungen (Kartoffel), deren Blattaxelknospen (Augen) erst im nächsten Jahre neue Sprosse treiben. Bei den Zwiebelgewächsen, deren perennirender, unterirdischer Sprosstheil aus einer kurzen Axe mit kräftig und fleischig verdickten Blättern besteht, entwickeln sich einige Axillarknospen direct zu neuen Zwiebeln (Zwiebelbrut), die allerdings insofern wenig günstig situirt sind, als sie meist in unmittelbarer Nähe der Mutterzwiebel genöthigt sind, ihre Wurzeln in einer von dieser bereits ausgenutzten Bodenschicht zu entwickeln.

Die Pflanzen, welche sich in der vorbeschriebenen Weise vegetativ vermehren, haben im Kampfe mit anderen, nur durch Samen

Digitized by Google

sich vermehrenden Gewächsen denselben grossen Vortheil, den Stockausschläge kräftiger Stöcke gegenüber den Keimpflanzen besitzen, d. h. die neuen, aus dem Boden hervortretenden Sprosse werden vom unterirdischen Rhizom ernährt und wachsen von vornherein weitaus kräftiger, als junge, aus dem Samen sich soeben entwickelnde Pflänzchen. Die gefährlichsten Unkrautpflanzen sind auch solche mit unterirdischem Rhizom versehene (Quecke, Sandgräser, Schachtelhalme, Schilfrohr u. s. w.).

Bei vielen dieser Pflanzen nimmt das Rhizom manche Eigenschaften der ächten Wurzeln an, d. h. sie vermögen wie jene in die Tiefe zu wachsen, aus dem Boden direct Nahrung aufzunehmen, selbst zuweilen (Schachtelhalme) Wurzelhaare zu bilden.

Reducirte Sprossformen treten besonders bei denjenigen Pflanzen auf, welche ganz oder theilweise der parasitären Lebensweise sich zugewendet haben und desshalb der Chlorophyllbildung und der Blätter nicht mehr bedürfen. Es verkümmern bei ihnen nicht nur die Blätter, sondern auch die der Wasserleitung dienenden Organe, das Holz und die Sprossaxen fungiren vorwiegend nur noch als Träger der Fortpflanzungsorgane (Lathraea, Orobanche). In ausgeprägtester Weise tritt dies bei den Pilzen zum Vorschein, bei denen der Spross desshalb ja auch nur noch die Bezeichnung als Fruchtträger erhalten hat.

Bei den Moosen und Algen erscheint die Sprossbildung als eine rudimentäre, d. h. noch nicht zur vollen Ausbildung gelangte. Zwar ist bei den Laubmoosen und bei den meisten Lebermoosen noch deutlich Axe und Blatt zu unterscheiden, doch sind alle Organe, zumal die der Saftleitung, noch auf wenig entwickelter Stufe stehend.

B. Die Wurzel.

§ 25.

Im Gegensatze zum Spross hat die Wurzel die Aufgabe, einestheils die Pflanze im Substrat, also in der Regel im Boden, zu befestigen, anderentheils aus diesem Wasser und Nährstoffe aufzunehmen.

Ihrer Entstehung nach unterscheidet man Hauptwurzel und Adventivwurzel.

Erstere hat ihre Anlage im Würzelchen des Keimlings und

Digitized by Google

geht mit allen ihren Verzweigungen aus diesem hervor, während als Adventivwurzeln alle solche Wurzeln bezeichnet werden, welche sich früher oder später am Spross entwickeln.

Fast die ganze Bewurzelung monocotyler Pflanzen, dann aber auch die Wurzeln der Kriechtriebe, Kletterpflanzen, der Stecklinge, Senker u. s. w. gehören dahin.

Die Gestaltung des Wurzelsystems einer Pflanze ist unendlich verschieden und wird nicht allein durch die Art der Pflanze, sondern auch durch die Beschaffenheit des Mediums, in welchem dieselbe sich entwickelt, bedingt.

Die Ausdehnung desselben steht in einer gewissen Beziehung zur Grösse der Blattfläche. Eine grosse, lebhaft verdunstende und assimilirende Blattfläche, ein grosses Blattvermögen, bedingt auch ein grosses Wurzelvermögen. Ist der Boden wasserreich und nährstoffreich, so kann die Gesammtoberfläche der Wurzel kleiner sein, als in trockenem, nährstoffärmerem Boden. Mit der Steigerung des Blattvermögens steht ein Wachsthum der Wurzel in naturgemässer Beziehung, und wird das Wurzelvermögen verändert, sei es beim Verpflanzen oder durch Bodenverschlechterung, so nimmt auch das Blattvermögen ab. Die Herstellung dieses Gleichgewichts erfordert aber nach Störungen in der Regel längere Zeit, und sehr oft treten in der Natur Verhältnisse ein, in denen ein Gleichgewicht zwischen Blatt- und Wurzelvermögen längere Zeit nicht vorhanden ist. So kann z. B. in einem geschlossenen Waldbestande das Blattvermögen eines übergipfelten Baumes zu klein sein, um eine dem Wurzelvermögen der Pflanze entsprechende Production zu zeigen. Lichtung wird sofort bedeutende Zuwachssteigerung herbeiführen, ohne dass das Wurzelvermögen sich ändern müsste. Andererseits kann ein frei erwachsener Baum eine so grosse Blattfläche besitzen, dass jedes Blatt nicht genügend durch das verhältnissmässig kleine Wurzelvermögen mit Wasser und Nährstoffen versehen wird. Eine Verminderung der Blattfläche durch mässige Aestung stellt das Gleichgewicht her und der Zuwachs des Baumes bleibt derselbe, wie zuvor, indem nun alle Blätter voll ernährt werden.

Die Vergrösserung des Wurzelsystems erfolgt einestheils durch Wachsthum der Wurzeln nahe hinter deren Spitze, anderentheils durch Entstehung neuer Seitenwurzeln an den älteren.

Digitized by Google

Die Wurzelspitze (Fig. 86) ist schon äusserlich von der Vegetationsspitze des Sprosses verschieden, insofern sich an ihr niemals Blattausscheidungen bilden, sodann liegt aber auch der Vegetationspunkt, in welchem die lebhafteste Zelltheilung vor sich geht, nicht an der äussersten Spitze derselben, vielmehr ist dieser Gewebstheil durch ein Schutzgewebe, die Wurzelhaube, calyptra (Fig. 86 w h), bedeckt.

Dieses Gewebe verjüngt sich fortwährend da, wo es an den Scheitelpunkt der Vegetationsspitze (v) angrenzt, durch eine Meristemschicht, welche als Calyptrogen bezeichnet wird.

Die älteren, nach aussen gelegenen Zellen der Wurzelhaube dienen als eine Schutzschicht, welche beim Durchdringen der Bodenschichten das zarte Meristem der Wurzelspitze gegen Druck und Verletzungen schützt. Im Scheitelpunkte der Wurzelspitze lässt sich nur bei den Kryptogamen eine einzelne Scheitelzelle als die Stammmutter aller anderen Zellen unterscheiden, während bei den Phanerogamen eine grössere Gruppe von Zellen als Ausgangspunkt der Zellvermehrung erkannt wird. Man hat auch hier einzelne Zellen als Mutterzellen der Oberhaut (o) (Dermatogen), andere als Mutterzellen der Rinde (r), Periblem, und endlich noch andere Zellen als die Mutterzellen des mittleren, mit Plerom bezeichneten Gewebsstranges, aus dem sich die Gefässbündel entwickeln, unterschieden.

Die Art und Weise, wie sich aus dem Urmeristem der Wurzelspitze die verschiedenen Gewebsarten ausscheiden, ist verschieden nach Pflanzenfamilie, doch würden die näheren Betrachtungen dieser Verhältnisse uns hier zu weit führen. Es sei nur noch erwähnt, dass bei den Loranthaceen gar keine Wurzelhaube vorkommt, da die im Gewebe der Wirthspflanze wachsende Wurzel eine solche nicht nöthig hat.

Die einzelnen Gewebsarten, die sich aus dem Urmeristem der Wurzelspitze entwickeln, zeigen mancherlei Verschiedenheiten von denen der Sprossaxe. Die Oberhaut bleibt zarthäutig und cuticularisirt nicht, da ja die Wurzel einerseits gegen das Vertrocknen im feuchten Erdboden geschützt ist, andererseits die Aufgabe hat, mit Leichtigkeit durch die Oberhaut Wasser und gelöste Nährstoffe in sich aufzunehmen. Sie besitzt auch keine Spaltöffnungen, da sie ja nicht die Aufgabe hat, Gase aufzunehmen und auszuscheiden,

Digitized by Google

dagegen ist sie in der Regel mit ungemein zahlreichen Wurzelhaaren besetzt, durch welche ihre Oberfläche um das Vielfache vergrössert wird. Wurzelhaare können sich erst dann entwickeln, wenn die Wurzelspitze nicht mehr in der Streckung begriffen ist, da begreiflicherweise letztere das Abreissen der in die umgebenden Erdschichten eingedrungenen Haare zur Folge haben würde (Fig. 86). Erst in einer gewissen Entfernung von der Spitze entstehen durch Auswachsen der Epidermiszellen die zahlreichen, oft

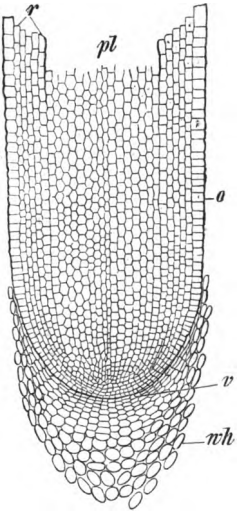


Fig. 86.

Schematischer Durchschnitt einer Wurzelspitze. w h Gewebe der Wurzelhaube. v Scheitelpunkt der Vegetationsspitze mit lebhafter Zelltheilung. o Oberhaut. r Rinde. pl Pleromstrang, in welchem die Gefässbündel entstehen.

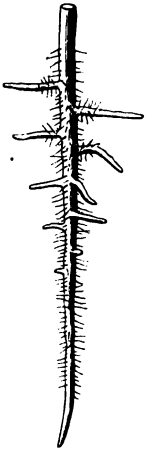


Fig. 87.

Wurzel mit Seitenwurzeln und Haarbildungen.

sehr langen, einzelligen Wurzelhaare (Fig. 87). Dieselben dringen allseitig zwischen die feinsten Theilchen des Erdbodens, und da ihre Wandungen nach aussen eine gallertartige Beschaffenheit besitzen, so verwachsen die feinen Erdtheilchen mit den Wurzelhaaren und können von ihnen ohne Zerreissung der letzteren nicht getrennt werden. Es ist leicht einzusehen, dass nicht allein die Aufnahme der Nährstoffe des Bodens durch die Wurzelhaare, sondern auch durch die Ausscheidung von Kohlensäure oder organischen Säuren, die im Imbibitionswasser der Zellwandung sich befinden,

Digitized by Google

die Auflösung der Mineralstoffe des Bodens in hohem Grade erleichtert wird. Es ist ferner leicht begreiflich, dass beim Verpflanzen nicht allein ein grosser Theil der Wurzeln verloren geht, sondern auch an den verschiedenen Wurzeln ein grosser Theil der Wurzelhaare abgerissen wird, und damit die Wasser- und Nähr-

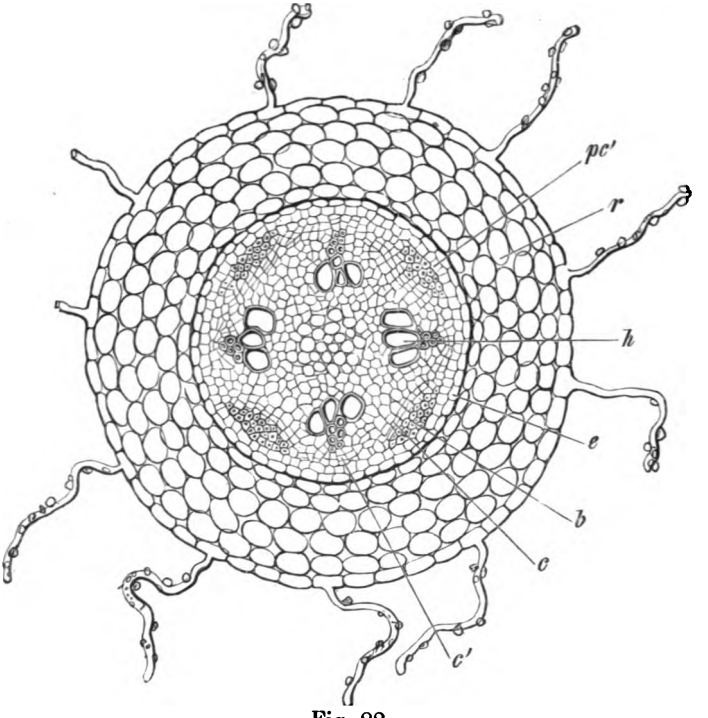


Fig. 88.

Querschnitt durch eine junge Wurzel, nachdem die Gefässbündel angelegt worden sind. Unter der Oberhaut mit den Wurzelhaaren befindet sich das Rindenparenchym r, welches nach innen von der Endodermis (e) begrenzt ist, aus dem sich später die Korkhaut bildet. Innerhalb der Endodermis befindet sich das Pericambium pc'. Die Gefässbündel sind so angeordnet, dass die Holztheile h mit den Basttheilen b alterniren. Der Cambiumring c, aus dem sich das sekundäre Dickenwachsthum entwickelt, liegt innerhalb der Basttheile bei c und ausserhalb der Holztheile bei c'.

stoffaufnahme der Pflanze so lange geschädigt ist, bis sich neue Wurzeln und Wurzelhaare gebildet haben.

So lange die Wurzeln einer Pflanze nur durch die Epidermis gegen das Vertrocknen geschützt werden, sind sie in hohem Grade empfindlich gegen ein selbst nur kurze Zeit dauerndes Entblösst-

Digitized by Google

sein. Bei den meisten Pflanzen bildet sich schon frühzeitig eine Korkhaut geradeso, wie bei den Sprossaxen, und diese Korkhaut hat ihren Ursprung in einer Zellschicht, welche, im Rindengewebe gelegen, als Endodermis (Fig. 88 e) bezeichnet wird. Mit der Entstehung der Korkhaut aus der Endodermis vertrocknen alle ausserhalb derselben gelegenen Rindenzellen (Fig. 88 r) nebst Haut und Wurzelhaaren, und kann durch das Zusammenschrumpfen derselben die Dicke einer Wurzel sich bedeutend verringern. Durchschneidet man eine junge Wurzel an einer Stelle, an der sich die verschiedenen Gewebesysteme schon ausgebildet haben, so erkennt man (Fig. 88 p c), dass innerhalb der Endodermis sich eine 1 oder 2schichtige Zelllage, das Pericambium, befindet, von welcher die Neubildung der Seitenwurzeln ausgeht, indem hier durch lebhafte Zelltheilungsthätigkeit ein kleinzelliges Gewebe entsteht, das sich dann mit einer Wurzelhaube bekleidet und das Rindengewebe des Mutterorganes gewaltsam durchbricht. Die Wurzeln entstehen also endogen, d. h. aus einer im Inneren gelegenen Meristemzone. Sie wachsen im rechten Winkel zur Mutterwurzel nach aussen und können diese rechtwinklige Stellung für längere Zeit sich bewahren, werden aber äusserlich in der Regel bald von ihrer ursprünglichen Wachsthumsrichtung in verschiedenster Weise abgelenkt.

Die Gefässbündel der Wurzel zeigen eine wesentliche Verschiedenheit von denen der Sprossaxe. Ihr Holztheil und Basttheil liegen nicht in demselben Radius, wie dort, sondern neben einander, getrennt in verschiedenen Radien. In unserer Figur erkennt man vier Holztheile h und mit diesen abwechselnd vier Basttheile b. Während bei der Sprossaxe die ersten Procambialzellen, welche sich zu Dauerzellen nämlich zu Ring- und Spiralgefässen umwandeln, der Mitte der Sprossaxe zunächst liegen und die weitere Umwandlung zu Dauerzellen beim Holztheile in centrifugaler Richtung erfolgt, sind in der Wurzel die kleinen zu äusserst gelegenen Organe die zuerst gebildeten und die weitere Umwandlung erfolgt von da aus in centripetaler Richtung. Es kann dabei das ganze Gewebe im Centrum der Wurzel zu Holz umgewandelt werden, doch bleibt auch oft eine axile Partie als Markgewebe übrig. Nach Beendigung des primären Dickenwachsthums beginnt das secundäre Dickenwachsthum und zwar durch die Thätigkeit eines Cambial-

Digitized by Google

mantels, welcher innerhalb der primären Bastbündel bei c und ausserhalb der primären Holzbündel bei c′ verläuft. Es entsteht dadurch ein geschlossener Holz- und Bastring, der in keinem wesentlichen Punkte von dem der Sprossaxe verschieden ist, sich bezüglich des Holzkörpers aber dadurch vom Holze der Sprossaxe unterscheidet, dass er in weit höherem Grade befähigt ist, Wasser zu leiten. Die Lumina der Organe sind grösser, die Wandungen dünner und das Holz ist somit weicher, leichter und poröser als das Stammholz.

Eine Eigenthümlichkeit der Wurzel ist durch deren Wachsthum in einem festen Substrate, dem Erdboden bedingt, nämlich die nur auf eine kurze Region hinter der Wurzelspitze beschränkte Streckung derselben. Während sich die Sprossaxe bei der Entwickelung aus der Knospe in allen ihren Theilen streckt, ist das Längenwachsthum der Wurzel auf die Gewebspartie hinter der Spitze beschränkt und hört oft schon wenige Millimeter, mindestens aber bei etwa 1 Centimeter hinter der Spitze vollständig auf. In dieser Region erfolgt die Streckung der Zellen und die Wurzelspitze wird durch diese Streckung mit Gewalt in die Erdschicht hineingetrieben. Die Streckung ist keine gleichmässige, vielmehr beginnt dieselbe für einen bestimmten Querschnitt der Wurzel anfänglich langsam, steigert sich auf ein Maximum, vermindert ihre Geschwindigkeit dann allmälig, bis das Längenwachsthum abgeschlossen ist.

Die Gestalt der Wurzel ist nicht nur im Grossen nach Pflanzenart sehr verschieden und wird durch die Beschaffenheit des Bodens insofern beeinflusst, als die feineren Wurzeln bald wieder absterben, wenn sie in wenig fruchtbare Erdschichten gelangen, wogegen sie sich in fruchtbaren Bodenpartien kräftig entwickeln; es kommen auch mannigfache beachtenswerthe Verschiedenheiten bezüglich der Gestalt und Neubildung der feineren Wurzelendigungen sowie der Kork- und Borkebildung vor. Es giebt Holzarten, deren Wurzeln ihre saftige Rinde sehr lange Zeit bewahren und selbst mehrere Jahre ohne Korkbildung sind. Die Wurzeln solcher Bäume sind ausserhalb des Bodens dem Vertrockenen leicht ausgesetzt, bewahren andererseits die Fähigkeit, Wasser und Nährstoffe aufzunehmen, sehr lange Zeit. Wir werden weiter unten sehen, dass solche Bäume, wie z. B. der Ahorn, schon im Herbst

Digitized by Google

und Winter sich mit Wasser so reichlich versorgen, dass sie an warmen Wintertagen bluten. Andere Bäume dagegen schützen auch ihre feineren Wurzeln sehr frühzeitig durch einen Korkmantel, welcher sowohl das Vertrocknen, als auch andererseits die Wasseraufnahme verhindert oder doch sehr beeinträchtigt. Sie können erst dann wieder grössere Wassermengen aufnehmen, wenn sich im Frühjahre neue Wurzelfasern bilden. Bei vielen Bäumen bilden sich alljährlich neue Saugwürzelchen, die nur von kurzer Lebensdauer sind. Von grossem Interesse ist das Auftreten von Pilzbildungen an den Wurzeln vieler Pflanzen. Dieselben sind schon seit langer Zeit bekannt und wurden als parasitäre Erscheinungen symbiotischer Natur angesehen. An den Kieferwurzeln wurde die Lebensweise des Mycels der Hirschtrüffel näher untersucht und beschrieben. Dann wurde neuerdings diesen interessanten Erscheinungen grössere Aufmerksamkeit durch Frank zugewendet, welcher das ungemein verbreitete Auftreten verpilzter Wurzeln zumal bei den Nadelhölzern und Cupuliferen, aber auch bei vielen anderen Holzarten nachwies. Es scheint, dass es sich bei diesen Wurzelpilzen vorzugsweise um Pilze aus der Familie der Tuberaceen und Gastromyceten handelt, doch ist es erst geglückt, einige wenige Arten als Mycorhizen bildend zu erkennen. Die als Mycorhiza oder Pilzwurzel bezeichnete Erscheinung ist eine symbiotische, d. h. eine solche, bei der sich zwei verschiedene Organismen, in diesem Falle die Wurzel und der Pilz, zu einer gemeinsamen Lebensführung vereinigen und dabei als ein neues Lebewesen mit ganz charakteristischen Eigenschaften erscheinen. Derartige Symbiosen vollkommenster Art kennen wir in den Flechten, sie treten ferner an oberirdischen Pflanzentheilen als Hexenbesen, als mannigfaltig verschiedene Umgestaltungen an Blättern, Früchten und Zweigen zum Vorschein. Zwischen einer für beide Organismen nur vortheilhaften Symbiose (Flechte) und der Form des Parasitismus, bei welchem der Parasit nur einen schädlichen oder gar direct tödtlichen Einfluss auf den bewohnten Pflanzentheil ausübt, giebt es eine grosse Anzahl von Uebergangsstufen, deren Betrachtung Aufgabe der Pflanzenpathologie ist.

Ebenso wie das Aecidium elatinum den bewohnten Tannenzweig, ohne ihn zu tödten, zu abnormen Wuchseigenthümlichkeiten, zur Hexenbesenbildung anregt, so sind die Mycorhizen

Digitized by Google

bildenden Pilze Veranlassung zu abnormer Ausbildung der von ihnen bewohnten Wurzeltheile. Die Pilzfäden bilden eine dichte, pseudoparenchymatische Schicht, gleichsam einen Mantel, welcher die Saugwurzeln bekleidet und von dem zahlreiche Fäden zwischen die Epidermiszellen eindringen, während nach aussen hin einzelne Pilzhyphen sich im Erdboden verbreiten. Bei anderen Pilzwurzeln, welche Frank im Gegensatz zu jenen ectotrophischen als endotrophische bezeichnet, wachsen die Pilze im Innern der Wurzelzelle und senden einzelne Fäden nach aussen hervor. Die vom Pilz bewohnten Saugwurzeln bekommen eine etwas abweichende Gestalt von den nicht verpilzten Wurzeln, indem sie sich in der Regel reichlicher verästeln und nur kurze und dicke Verzweigungen bilden. Die Mycorhizen erscheinen dann oft als korallenartige Bildungen. Das Auftreten der Mycorhizen ist besonders an einen grösseren Humusgehalt des Bodens gebunden, sie fehlen fast ganz in humusarmen Böden.

Als zweifellos darf zunächst angesehen werden, dass wenigstens die ectotrophischen Wurzelpilze sich von Humussubstanzen ernähren, geradeso wie ja viele andere saprophytische Pilze nur von todten organischen Substanzen zu leben vermögen. Wir kennen aber auch eine grosse Reihe von Pilzen, die gleichzeitig oder gelegentlich von lebenden Pflanzen, d. h. als Parasiten sich ernähren z. B. Agaricus melleus. Es darf ferner wohl nicht in Frage gezogen werden, dass die Mycorhizen bildenden Pilze auch den Wurzeln Nahrung entziehen, da sonst nicht einzusehen wäre, wesshalb sie in so innigen Verband mit ihnen treten sollten, wesshalb ferner die Mycorhizen theilweise von kurzer Lebensdauer sind. Sollte sich auch die gleich zu besprechende Ammentheorie als richtig bewähren, so wird man doch nicht leugnen können, dass auch die Ammen von ihrer Thätigkeit Vortheil zu ziehen pflegen.

Als zweifellos muss ferner angenommen werden, dass auch die Wurzel vom Pilzmantel etwas bezieht, was sie zur Hypertrophie anreizt, gerade so, wie der Fruchtknoten der Pflaume vom Mycel des ihn bewohnenden Exoascus eine Anregung zur Taschenbildung bekommt. Ohne dies direct nachweisen zu können, nehmen wir an, dass aus dem Protoplasma der Pilzhyphen ein Ferment ausgeschieden wird, welches die Zellen der Wirthspflanze zu üppiger aber abnormer Entwicklung anreizt. Eine directe Nahrungszufuhr

Digitized by Google

durch den Pilz ist ja bei den oberirdisch auftretenden Symbiosen ausgeschlossen. Wenn die Saugwurzel, welche vom Pilzmycel überzogen wird, zu der abnormen Bildung der Mycorhizen sich umgestaltet, so kann daraus zunächst nur der Schluss gezogen werden, dass das Pilzmycel durch Fermentausscheidung diese Umgestaltung herbeiführt, eine Nahrungszufuhr ist daraus ebensowenig abzuleiten, wie bei Hexenbesen, Taschen u. s. w. Frank hat nun die Ansicht ausgesprochen, dass die Mycorhizen für die Ernährung der Pflanzen eine hervorragende Bedeutung besitzen, indem durch die Wurzelpilze die Bestandtheile des Humus direct für sie wieder nutzbar gemacht werden. Es sollen nach ihm nicht allein kohlenstoff-, sondern wahrscheinlich auch stickstoffhaltige organische Substanz direct in die Wurzel eingeführt werden. Es wird die Aufgabe weiterer Forschung sein müssen, die Richtigkeit dieser Theorie zu prüfen, welche bis jetzt weder genügend bewiesen, noch wiederlegt ist.

Die Annahme, dass es sich bei dieser Erscheinung lediglich um eine Form des Parasitismus unterirdisch lebender Pilze handelt, welche für die Wirthspflanzen keinerlei Nutzen haben, erscheint zur Zeit noch nicht als widerlegt. Der Umstand, dass immer ein grosser Theil der Wurzeln auch im humosen Boden frei von Pilzen ist, dass die Pflanzen auch ohne Mycorhizen vortrefflich gedeihen, zwingt uns, der Frank'schen Ernährungstheorie mit einer gewissen Reserve gegenüberzustehen. Der von Frank mitgetheilte Versuch, bei welchem junge Buchen in sterilisirtem Boden schlechter gewachsen waren, als im nicht sterilisirten, beweist noch nicht, dass die Tödtung der Mycorhizen für die Pflanzen schädlich war, da durch die Sterilisirung der Boden andere, dem Pflanzenwuchs nachtheilige Veränderungen erleidet. Das schliesst nicht aus, die Vermittelung der Aufnahme organischer Nahrung bei chlorophyllosen Humusbewohnern durch Pilze als sehr wahrscheinlich anzunehmen.

Auf eine Eigenthümlichkeit der Wurzeln sei hier noch hingewiesen, welche wesentlich zur Festigung der Pflanze im Boden dient, auf die nachträgliche Verkürzung derselben, die in einem Schrumpfen der parenchymatischen Rinde besteht. Sie giebt sich oft äusserlich schon dadurch zu erkennen, dass in der Rinde Querfaltungen auftreten, während die Gefässbündel einen geschlängelten Verlauf erhalten. Bei vielen Kräutern hat diese Wurzelverkürzung zur Folge, dass die oberirdischen Theile in auffallendem Maasse

Digitized by Google

in den Erdboden hineingezogen werden und immer nur die jüngsten Theile der Sprossaxe mit den Blattrosetten ausserhalb des Bodens sich befinden (Löwenzahn u. s. w.). Auch die Wurzeln der Holzgewächse werden dadurch in einen straffen Zustand versetzt und geben dem Baume dadurch einen festeren Halt im Boden.

Neben der Aufgabe der Wurzeln, Wasser und Nährstoffe aufzunehmen und der Pflanze als Haftorgan zu dienen, können dieselben noch anderen Zwecken dienstbar werden. Sehr oft werden sie zu Reservestoffbehältern, in deren Zellgewebsmassen Stärkemehl, Zucker, Inulin und Eiweisssubstanzen für eine folgende Vegetationsperiode abgelagert werden. Sie schwellen zu dem Zwecke mehr oder weniger an, werden fleischig und rüben- oder knollenförmig. Die Wurzeln werden auch zu Reproductionsorganen, indem sich an ihnen Adventivknospen, sogenannte Wurzelbrut, bildet, oder zu Klammerorganen, vermöge deren sich die Pflanzen an fremde Gegenstände fest anlegen. Dahin gehören die Adventivwurzeln des Epheu, der tropischen Orchideen u. s. w. Letztere besitzen daneben auch die Fähigkeit, Wasser und lösliche Nährstoffe aufzunehmen. Sehr eigenartigen Bau zeigen die Wurzeln der Schmarotzerpflanzen, deren nähere Betrachtung aber Gegen stand der Pflanzenpathologie ist.

Digitized by Google

IV. Abschnitt.

Die Gesammtpflanze.

A. Verhalten der Pflanzen gegen äussere Einwirkungen.

Wir haben bisher die einzelnen Theile der Pflanze für sich betrachtet und kommen nun zu der Betrachtung derjenigen Erscheinungen im Pflanzenleben, die sich auf das Pflanzenindividuum, auf die Gesammtpflanze beziehen.

Um die Lebenserscheinungen der Pflanze, die Processe der Ernährung und des Wachsthums, der Bewegungsvorgänge und der Vermehrung zu verstehen, war es nothwendig, die innere Structur des Pflanzenkörpers, den Aufbau desselben aus kleinsten Theilen, aus Zellen und Geweben zu erkennen; wir müssen uns nun zunächst über die ausserhalb der Pflanze gelegenen lebendigen Kräfte und über die Einwirkung derselben auf den Pflanzenorganismus Klarheit zu verschaffen suchen, denn wenn auch die Art der Lebenserscheinungen von der Beschaffenheit der Pflanze abhängt, so sind es doch die äusseren Einwirkungen, welche bestimmen, ob eine Lebenserscheinung und in welcher Intensität sie zu Tage tritt.

§ 26. Einwirkung der Wärme auf das Pflanzenleben.

Bekanntlich wird die Wärme als eine Bewegung der kleinsten Theilchen betrachtet und zwar als strahlende Wärme bezeichnet, insoweit es sich um die Schwingungsbewegungen des Aethers, als Leitungswärme, insoweit es sich um die der Atome und Moleküle wägbarer Stoffe handelt. Die Lebenserscheinungen der Pflanzen sind

Digitized by Google

nun abhängig von einem gewissen Temperaturgrade, d. h. von einer gewissen Intensität der Schwingungen, in welche die kleinsten Theile der Pflanzensubstanz versetzt werden, sie steigern sich mit zunehmender Intensität der Wärmeschwingungen bis zu einem gewissen Optimum, über welches hinaus eine Steigerung der Temperatur nicht mehr fördernd, sondern im Gegentheil hemmend auf die Lebensprocesse einwirkt, bis endlich sogar der Tod der Pflanze oder des Pflanzentheiles eintritt.

Untersuchen wir zunächst, von welchen Verhältnissen die Wärme einer Pflanze abhängig ist, so finden wir, dass es im Wesentlichen äussere Wärmequellen sind, welche dieselbe bestimmen.

Während die höher entwickelten Thiere in allen ihren Körpertheilen lebhafte Processe des Stoffwechsels erkennen lassen, durch die eine Eigenwärme erzeugt wird, welche die Thiere mehr oder weniger unabhängig von äusseren Wärmequellen macht, beschränken sich die Processe des Stoffwechsels bei der Pflanze auf gewisse Zellen und Gewebspartien, die sehr oft in einem ungünstigen Verhältnisse zu den leblosen Gewebspartien stehen (z. B. im Holze), so dass die in jenen Zellen frei gewordene Verbrennungswärme kaum zu irgend einer Geltung gelangen kann. Auch da, wo grössere Gewebsmassen lebender Zellen auftreten, sind die Processe des Stoffwechsels meist von geringerer Intensität, als bei den Thieren, was wohl in erster Linie dem Abschlusse der Gewebe gegen den Sauerstoff der Luft zuzuschreiben ist. Im Thiere versorgt der Athmungsprocess das Blut mit immer neuen Sauerstoffmengen, die durch den Kreislauf des Blutes in alle Theile des Körpers transportirt werden, um dort Oxydationsvorgänge zu ermöglichen. Den Pflanzen fehlt eine Organisation, durch welche der Sauerstoff der Luft passiv allen Gewebstheilen zugeführt wird. Der durch Spaltöffnungen und Lenticellen eindringende Sauerstoff wird fast ausschliesslich durch Gasdiffusion in die Pflanze gezogen und in die Intercellularräume fortgeführt, wo er sehr bald mit Kohlensäure sich vermischt und schon dadurch an Intensität der Wirkung verliert. Beim Assimilationsprocesse in den chlorophyllhaltigen Zellen entsteht organische Substanz unter Verbrauch lebendiger Kraft, nämlich der Licht- und Wärmestrahlen, welche in Form chemischer Anziehungskraft in der organischen Substanz

Digitized by Google

gleichsam latent geworden sind. Bei den Processen des Stoffwechsels in den lebenden Pflanzen wird ein Theil der organischen Substanz wieder in Kohlensäure und Wasser zerlegt und die hierbei frei werdende chemische Spannkraft ist es, welche in Form von Wärme, sogen. Eigenwärme der Pflanze auftritt. Nur in seltenen Fällen, z. B. beim Keimen der Samen und bei manchen Blüthen kann man die Eigenwärme direct nachweisen. Bucheckern und Ahornsamen keimen oft schon unter der Schneedecke, aber auch dann, wenn sie im Schnee eingebettet sind. Die bei der Keimung erzeugte Eigenwärme ermöglicht ihnen, die Keimwurzel durch Eisschichten zu bohren. Selbstverständlich ist, dass auch bei andern chemischen Vorgängen in der Pflanze Wärme frei wird, dass ein Gleiches bei allen Verdichtungsprocessen, also beim Uebergange aus dem gasförmigen in den flüssigen oder festen Zustand stattfindet.

Alle diese Processe der Wärmebildung sind so unbedeutend, dass sie fast unberücksichtigt bleiben können bei Beantwortung der Frage, von welchen Factoren die Temperatur der Pflanze abhängt. Letztere wird fast ausschliesslich von äusseren Wärmequellen und dem Verhältnisse zum Wärmeverlust durch Ausstrahlung, Transpiration u. s. w. bedingt. Ob und inwieweit die aus dem Erdinnern stammende Erdwärme bei den Lebenserscheinungen der Pflanze von Bedeutung ist, erscheint zweifelhaft; es genügt uns, die Sonnenwärme in ihrer directen und indirecten Wärmewirkung in's Auge zu fassen. Die directen Sonnenstrahlen wirken auf den insolirten Pflanzentheil in ganz besonders hohem Grade durchwärmend, da nicht allein die Wärmestrahlen, sondern auch die Lichtstrahlen im Innern der Pflanze in Bewegung der Molecüle und Atome umgesetzt werden. Es wirkt die Besonnung besonders auf die feineren Pflanzentheile, die Blätter, Blüthen und Früchte, sowie auf die dünneren Zweige als eine ausgiebige Wärmequelle. Der Wärmeverlust durch Ausstrahlung und Transpiration verhindert bei diesen zarteren Pflanzentheilen eine Steigerung der Temperatur bis zu Graden, die verderblich für das Zellenleben werden können. Wird dagegen die Rinde stärkerer Bäume direct von der Sonne betroffen, so kann die Erwärmung unter gewissen Umständen, nämlich dann, wenn die Rinde nicht durch Borke oder kräftigere Peridermbildung geschützt ist, das Absterben der leben-

Digitized by Google

den Zellen bis zum Holzkörper zur Folge haben. Es entsteht der Rinden- oder Sonnenbrand, der bei dünnrindigen Bäumen, welche bis zu einer gewissen Zeit im Schlusse des Waldes erwachsen waren, sehr häufig auftritt. Bei transpirirenden Bäumen wird das Eindringen der Sonnenwärme in das Innere des Stammes durch das Aufströmen des Wassers im Holze sehr verlangsamt; hört die Wasserbewegung aber auf, wie an gefällten Bäumen, so wird ein von der Sonne beschienener Stamm sehr schnell bis auf grössere Tiefe durchwärmt.

Selbstverständlich wird auch die von anderen warmen Gegenständen ausstrahlende Wärme bedeutungsvoll für die Durchwärmung der Pflanze und ist der erwärmende Einfluss einer Südwand auf die davor stehende Pflanze, der Schutz eines Mutterbestandes, sowie umgebender Pflanzen zur Genüge bekannt.

Von grösstem Einflusse auf die Temperatur der Pflanzen ist sodann die Wärme der sie umgebenden Medien. Von der Luftwärme hängt vorzugsweise die Wärme der oberirdischen feiner zertheilten Pflanzentheile ab, wogegen die stärkeren Stammtheile und das ganze Wurzelsystem mehr von der Bodentemperatur abhängig sind. Letztere theilt sich der Pflanze in zweifach verschiedener Weise mit, einmal durch das Bodenwasser, welches ja die Temperatur des Bodens besitzt und von den Wurzeln aufwärts strömend dem Holzkörper seine Wärme mittheilt. Vom Holzkörper aus überträgt sich die Wärme mit grösster Leichtigkeit auf den Cambiummantel und die umgebende Rinde, zumal der lebhafteste Wasserstrom gerade in den jüngsten Jahrringen erfolgt. Weit langsamer überträgt sich die Bodenwärme auf das Pflanzeninnere durch directe Wärmeleitung schon wegen des grossen Wassergehaltes der Zellen. Bekanntlich leiten die Elementarorgane des Holzes die Wärme in der Längsrichtung nahezu noch einmal so geschwind, als rechtwinklig auf diese. Trotzdem ist der Effect dieser Wärmeübertragung verschwindend gering gegenüber der Uebertragung durch das Bodenwasser. Sie äussert sich in auffallendem Maasse nur im Winter, wenn bei gefrorenem Boden und gefrorenem Zustande des Baumes das Bauminnere bei grosser Kälte der Luft immer wärmer als diese zu sein pflegt, da aus grösserer Bodentiefe die Wurzeln Wärme gewinnen und nach oben fortleiten können. Die Bewurzelung zeigt mithin die Temperatur der

Digitized by Google

umgebenden Erdschichten. Letztere überträgt sich auch auf die unteren Stammtheile und ihr Einfluss nimmt stammaufwärts allmälig ab, während umgekehrt der Einfluss der Luftwärme und der strahlenden Wärme mit dem Dünnerwerden des Stammes und der Verzweigung desselben zunimmt. Wir sehen somit, dass die Wurzeln ganz abhängig von der Bodenwärme, die feinsten Pflanzentheile wahrscheinlich ganz abhängig von der Luftwärme sind, dass in den zwischenliegenden Baumtheilen beide Wärmequellen vermischt ihre Wirkung ausüben, jedoch so, dass der Einfluss der Luft nach oben, der Einfluss des Bodens nach unten sich steigert. Dabei beeinflusst naturgemäss die Stärke des Baumes, die Art der Rinde und Borkebildung, der Standort des Baumes, je nachdem er im geschlossenen Walde oder im freien Stande sich befindet, die Grösse der Wirksamkeit beider Wärmequellen in hohem Grade. Die Abhängigkeit der Temperatur des Bauminnern vom Boden erklärt es, dass diese im Allgemeinen am Tage geringer, des Nachts dagegen grösser ist, als die der Aussenluft, dass sie im Winter höher, im Sommer niederer ist als jene. Im freien Stande, wenn die Sonnenwärme die obere Bodenschicht im Frühjahr bald durchwärmt, beginnt desshalb auch die cambiale Thätigkeit des Baumes um mehrere Wochen früher, als im geschlossenen Walde, zumal dem Nadelwalde, in dem oft noch im Mai unter der Moosdecke Frost zu erkennen ist. Die Jahrringbildung eilt dann auch oft im untern Stammtheile der des obern Schaftes voran, im dicht geschlossenen Nadelwald dagegen verzögert sie sich unten erheblich und tritt in der oberen Krone viel früher ein.

Es erklärt sich daraus auch im Wesentlichen die Thatsache, dass bei älteren Bäumen das Dickenwachsthum der Wurzeln um mehrere Monate später beginnt, als das des oberirdischen Stammes, welcher unter dem Einflusse der höheren Lufttemperatur früher die zum Beginne der Cambialthätigkeit nöthige Wärme erlangt.

Flachwurzelnde Pflanzen werden frühzeitiger durchwärmt werden, als tiefwurzelnde Bäume, und erklärt sich hieraus zum Theil das frühzeitigere Ergrünen der schwächeren Bäume eines Buchenbestandes, dessen stärkere Stämme meist noch im Winterzustande verharren, wenn jene schon grüne Blätter haben.

Welche Bedeutung die Bodenwärme auf das Erwachen der Vegetation ausübt, erkennt man an dem Einflusse eines warmen

Digitized by Google

Frühlingsregens nach längerer, wenn auch warmer Trockenperiode. Bekannt ist auch der günstige Einfluss einer Bedeckung des Bodens durch schlechte Wärmeleiter (Laub, Dung u. s. w.) in der Umgebung einer frostempfindlichen Pflanze. Es wird hierdurch im Winter das Eindringen des Frostes zu grösserer Bodentiefe verhindert, in Folge dessen die Pflanze sich von der Wurzel aus im Winter durchwärmen kann, während andererseits im Frühjahre die schnelle Erwärmung des Bodens verhindert und damit ein vorzeitiges Ergrünen der Pflanze vermieden wird.

Den besprochenen Wärmequellen gegenüber tritt nun eine Abkühlung der Pflanze ein, die es erklärt, dass die feineren Pflanzentheile in der Regel eine geringere Wärme zeigen, als sie nach Maassgabe der umgebenden Luftwärme haben sollten. Ein Wärmeverlust tritt vorzugsweise durch Ausstrahlung ein, indem die Wärmebewegung der Substanztheilchen wieder in Aetherschwingungen übergeht. Naturgemäss ist dieser Wärmeverlust für einen Pflanzentheil um so grösser, eine je grössere Oberfläche desselben im Vergleich zur Körpermasse die Wärme an die Aussenwelt abzugeben vermag, und führt dies ja oft zu so erheblichen Abkühlungen unter die Temperatur der umgebenden Luftschichten, dass Thau und Reifbildungen, sowie Spätfröste eintreten müssen. Werden die von den Pflanzen ausgehenden Wärmestrahlen daran gehindert, in das Weltall sich fortzupflanzen, enthält die Luft viele Wassertheilchen, sei es als Dunst, als Wolken u. s. w., oder treffen die Wärmestrahlen auf andere Gegenstände, also etwa das Blätterdach und die Stämme und Zweige eines Schutzbestandes, dann erwärmen sie die getroffenen Substanzen, die ihrerseits wieder Wärmestrahlen aussenden und die Pflanzen wärmen, von denen jene Wärme ausgegangen war. Man sagt, sie reflectiren die ausgestrahlte Wärme und wird dadurch eine allzugrosse Abkühlung der Pflanzen verhindert.

Bei einer Rasenfläche, deren feine Grashalme naturgemäss eine bedeutende Wärmeausstrahlung zeigen, ist die hohe Abkühlung durch Ausstrahlung leicht wahrnehmbar, weil der Wärmeverlust der Pflanzen aus den umgebenden Luftschichten ersetzt werden muss. Unmittelbar über einem Rasen ist die Luft bei ruhigem Wetter desshalb um mehrere Grade kälter als die einige Meter höher lagernde Luftschicht.

Digitized by Google

Ein anderer Wärmeverlust tritt ein durch den Transpirationsprocess der Pflanzen.

Der Uebergang des Wassers aus dem liquiden Zustande in den gasförmigen, mit dem ja ein bedeutender Wärmeverbrauch verknüpft ist, erfolgt theils von den Oberhautzellen aus, theils in den Intercellularräumen des Blattzellgewebes, theils in der Rinde, die ja durch Korkwarzen mit der Aussenluft correspondirt. Die Zellhäute der Zellen verdunsten Wasser in die Luft der Intercellularräume, so lange diese nicht mit Wasserdampf gesättigt ist. Durch die Spaltöffnungen und Korkwarzen findet ein Ausgleich im Wasserdampfgehalt der Binnenluft und der Aussenluft statt. Die Wärme, welche bei dem Verdunstungsprocess gebunden wird, muss zunächst von den Zellen selbst hergegeben werden, und erklärt dies die Thatsache, dass auch bei starker Sommerhitze die zarten Pflanzentheile sich so auffallend kühl erhalten.

Nachdem wir vorstehend kennen gelernt haben, von welchen Verhältnissen die Wärme einer Pflanze und eines Pflanzentheiles abhängt, betrachten wir die Erscheinungen, welche durch niedere oder höhere Temperaturen in der Pflanze hervorgerufen werden. Wenn wir zunächst den Zustand der Pflanze in's Auge fassen, welcher eintritt, wenn die Wärme unter einen gewissen Grad herabsinkt, der zur Erweckung von Lebensprocessen nothwendig ist, so sehen wir Ruhezustand eintreten, d. h. ohne Benachtheiligung der Lebensfähigkeit tritt ein Zustand des Winterschlafes ein, bei welchem alle Processe des Stoffwechsels ruhen.

Sinkt die Temperatur unter 0 Grad, so hat das noch nicht das Gefrieren der Zellen und ihres Inhalts zur Folge, weil bekanntlich der Gefrierpunkt bei allen Lösungen unter 0^0, und um so tiefer liegt, je concentrirter die Lösung ist.

Wenn eine Lösung gefriert, so scheidet nur ein entsprechender Theil des Lösungswassers aus, wird zu Eis, während eine concentrirtere Lösung im nicht gefrorenen Zustande zurückbleibt. Mit weiterem Sinken der Temperatur gefrieren immer neue Wassertheile, und die nicht gefrierende Lösung wird immer concentrirter. In umgekehrter Folge wird mit zunehmender Wärme ein Theil des Eises nach dem anderen verflüssigt und in die Lösung wieder aufgenommen, falls diese nicht etwa bei dem Gefrieren ihre Eigenschaften geändert und die Fähigkeit der Wasser-

Digitized by Google

aufnahme theilweise eingebüsst hat, wie das z. B. bei gefrorenem Stärkekleister zu beobachten ist. Aehnliches gilt auch für die festen, wasserhaltigen Zellhäute. Bei einer gewissen Temperatur unter $\pm 0^0$ scheidet ein Theil des Imbibitionswassers aus denselben aus und erstarrt ausserhalb der Wandung zu Eiskrystallen, die wasserärmer gewordene Wandung selbst gefriert nicht. Je tiefer die Temperatur sinkt, um so mehr Wasser verlässt die Wandung, um ausserhalb derselben die Eisform anzunehmen. Im Holzkörper der Bäume enthalten die Leitungsorgane im Innern Wasser mit

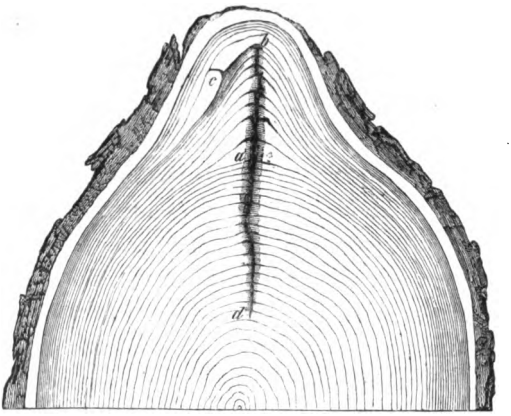


Fig. 89.

Frostriss in einem Eichenstamme. Derselbe ist in dem Winter entstanden, bevor der Jahrring a sich bildete und er erstreckte sich nach innen bis d. Neun Jahre hintereinander ist der Spalt in jedem Winter wieder aufgesprungen, so dass sich in Folge des Ueberwallungsprocesses am Rande des Risses die Frostleiste a b bildete, welche dann im nächsten Jahre bei c eine Verletzung erlitt. In den letzten 5 Jahren ist der Spalt nicht wieder aufgeplatzt, sondern durch einen 5 Ringe breiten Holzmantel geschlossen. $^1/_2$.

geringen Mengen anorganischer und organischer Lösungsstoffe, sowie mehr oder weniger Luft, und diese meist in verdünntem Zustande. In ihrer Umgebung finden sich keine Intercellularräume als nur da, wo Strang- und Strahlenparenchym mit ihnen benachbart sind. Gefriert das Holz, was leichter eintritt, als das Gefrieren der Rinde, deren Zellen concentrirtere Lösungen führen, als die Organe der Wasserleitung im Holze, dann erstarrt der grösste Theil des Wassers der Zelllumina und dehnt sich dabei aus, was bei der Grösse des luftführenden Raumes in jedem Zelllumen mit

Digitized by Google

Leichtigkeit vor sich geht. Auch aus den Zellwänden tritt bei intensiveren Kältegraden ein Theil des Wassers in das Zelllumen und erstarrt hier. Die nicht gefrierende Wandungssubstanz vermindert ihr Volumen entsprechend dem Wasserverlust und zeigt die gleichen Erscheinungen des Schwindens, welche ein Wasserverlust durch Trocknen nach sich zieht. Für gewöhnlich wird das Schwinden äusserlich nicht bemerkbar werden und nur gewisse Spannungszustände im Innern zur Folge haben, die mit dem Aufthauen des Holzes wieder ausgeglichen werden. Bei plötzlich eintretenden, intensiven Kältegraden aber kommt es zuweilen vor, dass die äusseren Holzschichten durch das Ausscheiden des Wassers aus den Zellwänden sehr trocken werden und schwinden, während der innere Holztheil noch gar nicht oder doch nur in geringem Grade gefroren ist, also sein Frischvolumen noch beihehalten hat. In solchen Fällen wird die bedeutende Spannung der äusseren Holzschicht durch das Entstehen der sogenannten Frostrisse (Fig. 89) ausgeglichen, die sich mit dem Aufthauen des Stammes und der damit verknüpften Ausdehnung wieder schliessen.

Wenn nun auch im darauf folgenden Sommer der Spalt äusserlich durch den Ueberwallungsprocess wieder geschlossen wird, so kann doch in den folgenden Wintern schon bei viel geringeren Kältegraden die dünne Holzschicht, welche den Spalt äusserlich schliesst, das erneute Aufreissen nicht verhindern, da einmal der Zusammenhang der inneren Holzschichten aufgehört hat, und so öffnet sich der Spalt bei intensiveren Kältegraden, wie sie zeitweise in jedem Winter eintreten, von neuem. Die dann in jedem darauf folgenden Sommer sich wiederholende Ueberwallungserscheinung hat das Entstehen der Frostleisten zur Folge.

Die mit Protoplasma und Zellsaft erfüllten Organe gefrieren erst bei tieferen Kältegraden, als das Holz und erfolgt bei ihnen die Ausscheidung des Wassers in die Intercellularräume, welche die einzelnen Zellen solcher Gewebsmassen umgeben. Mit dem Uebergange eines Theiles des Wassers aus dem Zellsafte und Protoplasma in die Intercellularräume, wo sie zu Eis erstarren, geht naturgemäss die Turgescenz der Gewebe verloren. Die Zellwände gehen aus dem elastisch gespannten Zustande in den der Erschlaffung über, und es treten oftmals sehr deutlich die Folgen derselben auch äusserlich zum Vorschein. Wenn z. B. im Früh-

Digitized by Google

jahre ein starker Spätfrost die Hyacinthen, Tulpen u. s. w. im Garten betroffen hat, so sind dieselben im gefrorenen Zustande oft platt an der Erde liegend, da mit dem Schwinden der Turgescenz ihre Straffheit verloren ging. Erst nach dem Aufthauen und der damit verbundenen Rückkehr des Eiswassers in das Zellinnere kehrt die Turgescenz der Gewebe zurück und die Pflanzen richten sich wieder auf. Auch an manchen Bäumen, insbesondere der Linde, erkennt man bei intensiven Kältegraden eine Senkung der stärkeren Aeste und Zweige, die aber nicht eine Folge aufgehobener Turgescenz, sondern ungleichen Schwindens der auf der Ober- und Unterseite des Astes gelegenen Holztheile sein dürfte.

Das im Blatt- und Rindengewebe gefrierende Wasser sammelt sich oftmals da zu grösseren Eismassen an, wo sich grössere Intercellularräume im Gewebe finden, während die Gewebe selbst fast eisfrei bleiben. So findet man im Winter bei Frost die Höhlung, welche unter jeder Fichten- und Tannenknospe liegt (Fig. 73 v), mit einem soliden Eisklümpchen erfüllt. In den grösseren Intercellularräumen der Blattunterseite, des Rindengewebes der Triebe sammeln sich die Wassermassen als Eis an und wandern von da beim Wiederaufthauen allmählich zu den Zellen zurück, aus denen sie stammen. Nur in seltenen Fällen führen solche Eisanhäufungen auch zu Zerreissungen der Gewebe, wobei man aber natürlich nicht an ein Zersprengen der Zellhäute, sondern an eine gewaltsame Trennung der Zellen von einander denken darf. Solche Trennungen der Gewebe durch Eisanhäufung führen auch zum plötzlichen Blattabfall nach Frühfrösten im Herbste. An Robinien, Ahorn und anderen Bäumen, deren Blätter im Herbste oft noch nicht bei Frosteintritt abgefallen sind, sammelt sich eine Eisplatte da, wo der Blattstiel sich vom Blattkissen loslöst, zerreisst dort die Gewebe, so dass das Blatt nach dem Aufthauen vom Baume fallen muss. Mit dem Wiederaufthauen kehrt in der Regel der frühere normale Zustand wieder zurück. Uebersteigt aber die Kälte einen gewissen, für die Pflanzenarten verschiedenen Grad, dann tritt durch das Ausscheiden des Wassers aus dem Protoplasma eine moleculare Veränderung desselben ein, welche nicht wieder gut gemacht werden kann, d. h. zu einer dauernden Veränderung in der Structur des Protoplasmas führt, welche die Fortsetzung der Lebensprocesse nicht ermöglicht, sondern mit dem Wiedereintritt genügender Tem-

Digitized by Google

peratur zur chemischen Zersetzung und zum Tode der Zelle führt. Der Pflanzentheil erfriert. Auf die verschiedenen Arten des Erfrierens der Pflanzen bin ich in meinem Lehrbuch der Baumkrankheiten näher eingegangen und habe ich dort insbesondere auf die Verschiedenheiten im Frosttode während des Winters und während des Vegetationszustandes hingewiesen.

Eine besondere Erwähnung verdienen noch gewisse Farbenveränderungen, die bei vielen immergrünen Pflanzen im Winter an den Blättern zu beobachten sind. Es handelt sich hierbei entweder nur um ein Missfarbigwerden, bei dem die grüne Farbe durch eine bräunliche oder aber durch eine rothe Farbe mehr oder weniger verdrängt wird. Bei den Nadelholzbäumen zeigen dies manche Cupressineen, auch Taxus, Pinus, zumal an Keimlingspflanzen, bei den Laubhölzern: Mahonia, Ledum, Vaccinium, Buxus u. s. w.

Die Braunfärbung beruht im Wesentlichen darauf, dass die Chlorophyllkörner ihre scharf begrenzte Gestalt einbüssen und eine verschwommene Protoplasmamasse von rother oder gelbbrauner Färbung darstellen. Wo eine Rothfärbung im Winter eintritt, entsteht diese dadurch, dass im oberen Theile der Pallisadenzellen sich eine karminrothe hyaline, vorzugsweise aus Gerbstoff bestehende Masse ablagert, während die unveränderten Chlorophyllkörner im inneren Theile der Zellen zusammengedrängt lagern. Im Schwammparenchym enthält jede Zelle eine rothe oder farblose Gerbstoffkugel, während die Chlorophyllkörner in rundlichen Klümpchen an den Seiten gegen die Nachbarzellen gelagert sind.

Mit dem Eintritt des wärmeren Frühjahrswetters wird der normale Zustand wieder hergestellt. Der rothe Farbstoff verschwindet, die Chlorophyllkörner nehmen ihre normale Vertheilung an den Zellwänden wieder ein. Ein Gleiches geschieht aber auch im warmen Zimmer.

Die Erscheinung, dass nur die Oberseite der Blätter sich verfärbt, schreibt man der grösseren Wärmeausstrahlung von diesen zu.

Gehen wir nun über zur Betrachtung des Einflusses der Wärme auf die Erweckung und Förderung der Lebensvorgänge der Pflanzen, so giebt es Pflanzen, insbesondere auf niederer Entwicklungsstufe stehende, die schon bei sehr geringer Steigerung der Wärme über 0° Lebensvorgänge erkennen lassen. Insbesondere

Digitized by Google

bedürfen viele Pilze, Algen und Moose nur geringer Wärme, ja sie gedeihen oft bei solcher besser, als bei höheren Temperaturen, weil mit letzteren in der Regel eine geringere relative Luftfeuchtigkeit verbunden ist, die für das Gedeihen solcher Pflanzen verhängnissvoll zu sein pflegt. Ist die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt, dann sind aber auch für diese Pflanzen höhere Wärmegrade meistentheils sehr förderlich.

Auch die Sämereien mancher höherer Pflanzen beginnen ihre Keimung schon bei sehr niederer Temperatur. Im Frühjahre 1888 waren alle Bucheckern, welche am 3. Februar ungekeimt eingeschneit waren, beim Fortgange des Schnees Ende März mit langen Keimen versehen. Da der Boden überall gefroren und nur durch einen eintägigen Regen nach anhaltendem Frostwetter am 2. Februar oberflächlich aufgethaut war, dem dann am 3. Februar Schnee folgte, so kann das Keimbett der Bucheckern nur wenig über 0° Wärme gehabt haben. Auch Ahornsamen zeigte die gleiche Erscheinung.

Es ist nicht möglich, für die verschiedenen Pflanzenarten die niedrigste Temperaturgrenze, das Temperaturminimum festzustellen, bei welchem die Lebensprocesse überhaupt beginnen. Um eine Lebenserscheinung äusserlich hervortreten zu lassen, muss eine gewisse Temperatur längere Zeit auf die Pflanze eingewirkt haben, und wenn wir vergeblich auf das Hervortreten äusserer Erscheinungen harren, können wir nicht wissen, ob nicht bei den niederen Temperaturen doch Veränderungen im Zellinnern vor sich gegangen sind, die zwar nicht erkennbar, aber doch von grösster Bedeutung für das Leben der Pflanze waren. Ist es also nicht möglich, das Minimum festzustellen, so wissen wir doch, dass die Pflanzen in ihrem Wärmebedürfniss nach Art und Individuum verschieden organisirt sind, dass sie nicht allein zur Erregung äusserlich wahrnehmbarer Lebensvorgänge verschiedener Wärme bedürfen, sondern dass auch die günstigste Temperatur, bei welcher alle Lebensprocesse am energischsten vor sich gehen, specifisch und individuell verschieden ist. Mit dem Steigen der Wärme werden die Lebenserscheinungen lebhafter bis zum Eintritt des Optimums, über welches hinaus nicht allein eine Temperatursteigerung ein weiteres Zunehmen der Lebenserscheinungen nicht zur Folge hat, sondern im Gegentheil eine Schwächung derselben her-

Digitized by Google

beiführt. Es sinkt die Intensität der Lebensprocesse, bis mit dem Ueberschreiten einer gewissen Maximaltemperatur das Zellenleben geschädigt wird und der Tod eintritt.

Nehmen wir, ohne dies direct beweisen zu können, an, dass unter 0° keine Lebensvorgänge stattfinden können, so liegt die obere Grenze bei den meisten Vegetationsvorgängen zwischen 45 bis 50°, die bei längerer Einwirkung in der Regel schon tödtlich für die Pflanze sind. Dabei muss beachtet werden, dass die einzelnen Vegetationsvorgänge auch bei derselben Pflanze keineswegs dieselben Wärmeeinwirkungen bedingen und ertragen. Die Processe der Chlorophyllbildung, der Assimilation, der Reizbarkeit an beweglichen Organen u. s. w. erfordern nicht dasselbe Wärmeminimum, -optimum und -maximum, vielmehr pflegen diese drei Cardinalpunkte, wie sie bezeichnet worden sind, für die einzelnen Vegetationserscheinungen ganz verschieden zu sein.

So können z. B. die Processe der Keimung schon bei einer Temperatur erregt und gefördert werden, bei welcher noch keine Chlorophyllbildung möglich ist.

Letztere kann schon eintreten, wenn die Temperatur noch nicht genügt, um die Assimilation zu ermöglichen, die Assimilation kann stattfinden, während das Temperaturminimum noch nicht erreicht ist, bei welchem gewisse Reizbewegungen hervorgerufen werden.

Das harmonische Zusammenwirken aller Lebensvorgänge bedingt aber in der Regel das beste Gedeihen der Pflanze und wenn längere Zeit die Temperatur so niedrig ist, dass zwar Keimung und Wachsthum vor sich geht, aber beispielsweise keine Assimilation erfolgt, so können dadurch krankhafte Processe hervorgerufen werden. Bei den höher entwickelten Pflanzen unserer Zonen tritt im Allgemeinen die beste Harmonie aller Vegetationserscheinungen bei den zwischen 15 und 30° C. gelegenen Wärmegraden ein, wobei, wie schon bemerkt, Pflanzenart und individuelle Verschiedenheit die Lage des Optimums bestimmt.

Die Wärmeansprüche, welche eine Pflanzenart an das Klima einer Gegend erhebt, sind im Allgemeinen der Art, dass man von den in der Oertlichkeit von Anfang an einheimischen Pflanzen behaupten darf, dass nach Menge und Vertheilung der Wärme wenigstens insoweit die Ansprüche der Pflanzenart befriedigt werden, dass ihre Existenz nicht gefährdet wird. Bei dem grossen Verbreitungs-

Digitized by Google

gebiete mancher Pflanzen und den so verschiedenartigen Klimaten, in denen sie gedeihen, ist der Spielraum zwischen dem nothwendigen und dem günstigsten Grade der Wärmewirkung ein sehr weitgehender. Es wäre aber ein grosser Irrthum, wenn man sagen wollte, dass die Vertheilung der Pflanze allein durch die klimatischen Verhältnisse bedingt sei, dass mithin Pflanzen, welche in wärmerer oder kälterer Gegend einheimisch sind, bei uns nicht die Bedingungen besten Gedeihens finden können. Die mannigfachen Verhältnisse, welche in der Entwicklungsgeschichte der Erde auf die Wanderung und Vertheilung der Pflanzen eingewirkt haben, können sehr wohl den Erfolg gehabt haben, dass eine Pflanzenart sich einheimisch in einer Gegend findet, welche zu warm oder zu kalt ist, um das beste Gedeihen derselben zu bedingen. Würde man eine solche Pflanze in ein gemässigteres Klima versetzen, so könnte sie in diesem vielleicht ein weit besseres Wachsthum entwickeln, als in ihrer Heimath. Die Lärche z. B. war auf die hochnordischen und auf die alpinen Gegenden beschränkt, weil, wie ich nachgewiesen habe, ihr Vordringen in die wärmeren Lagen durch Feinde aus der Pilz- und Insectenwelt von jeher unmöglich gemacht wurde. Als man sie zu Anfang unseres Jahrhunderts nach Nord- und Mitteldeutschland verpflanzte, zeigte sie dort ein Gedeihen, welches das in der Heimath weitaus übertraf. Erst der unglückliche Umstand, dass ein halbes Jahrhundert später auch der specifische Feind der Lärche, die Peziza Willkommii nachwanderte, dass auch die Feinde aus der Insectenwelt sich so sehr vermehrten, hat den Anbau dieser für unser deutsches Klima so vortrefflich geeigneten Holzart in Frage gestellt.

Andere Holzarten aus wärmeren Gegenden, z. B. die Rosskastanie, der Wein, die Obstbäume u. s. w. gedeihen bei uns ganz vortrefflich und ist es nicht ausgeschlossen, dass es viele Pflanzen unter ganz anderen Breitegraden giebt, die bei uns eingeführt ein besseres Gedeihen entwickeln würden, als in ihrer bisherigen Heimath. Grössere Wahrscheinlichkeit, dass eine exotische Pflanze sich in unserem Klima wohl fühlt, bieten natürlich solche Pflanzen, die in Gegenden wachsen, die ein einigermassen dem unsrigen ähnliches Klima besitzen.

Wie wenig engherzig man aber dabei zu sein braucht, zeigt doch die Thatsache, dass unsere Fichte vom hohen Norden bis zu

Digitized by Google

südlichen Lagen Europas gedeiht, wenn sonst der Standort ihr einigermaassen zusagt. Es will mir scheinen, dass man bei der Beantwortung der Frage, welche ausländischen Pflanzen, insbesondere Baumarten versuchsweise bei uns angebaut werden sollen, oft gar zu ängstlich eine völlige Uebereinstimmung des Klimas in Bezug auf die Wärmewirkung fordert, während die Luftfeuchtigkeit für das Gedeihen der Pflanze oft viel maassgebender ist.

Es giebt nun allerdings viele Pflanzen, die aus wärmeren Gegenden stammend bei uns nicht die volle Befriedigung ihrer Wärmebedürfnisse finden. Schon unsere einheimischen Pflanzen verhalten sich je nach der Gunst des Klimas sehr verschieden und in kälteren Lagen geht der Wuchs langsamer voran, es treten endlich Frosterscheinungen auf. Das Reifen der Früchte und damit die Vermehrungsfähigkeit hört auf und die natürliche Grenze des Verbreitungsbezirkes ist erreicht.

Nimmt man Exoten aus wärmeren Gegenden und prüft deren Verhalten bei uns, sucht sie zu acclimatisiren, so kann, wie erwähnt, der günstige Fall eintreten, dass sie bei uns ebensogut oder besser gedeihen, wie in ihrer Heimath. Es kann aber auch die Wärme nicht genügen, um das günstigste Resultat zu erzielen, sie verhalten sich dann wie unsere einheimischen Bäume in ihren weniger günstigen Lagen. Es äussert sich das nur durch verlangsamten Wuchs oder auch dadurch, dass gewisse äussere Vegetationserscheinungen nicht mehr zum vollen Abschluss gelangen. So sehen wir z. B., dass die Robinien, Syringen u. s. w. trotz ihres im Allgemeinen noch günstigen Wachsthums doch nicht bis zum normalen Abschluss des Blattlebens gelangen. Die noch grünen Blätter kommen in die Frostperiode und erfrieren oder werden durch Entwicklung einer Eisplatte im Blattstielgelenk noch grün abgesprengt.

Bei anderen Pflanzen genügt unser Klima wohl nicht einmal, um die völlige Ausbildung des Jahrestriebes herbeizuführen, wie das z. B. beim Ailanthus wenigstens im jüngeren Alter der Fall ist, deren Spitzen nicht genügend verholzen, bei denen also der Jahresring noch nicht völlig fertig ist, wenn die Winterkälte eintritt. Bei Johannistrieben unserer einheimischen Bäume, z. B. der Eiche, kommt ja ein Erfrieren der jungen Triebe im Winter oftmals vor.

Digitized by Google

Bei gewissen Exoten kann ungenügende Wärme zum Aufhören der Frucht- und Samenreife oder selbst der Blüthebildung führen, und sehen wir ähnliches bei unseren einheimischen Bäumen im Gebirge an der Grenze ihres Verbreitungsbezirkes.

Gehen wir noch eine Stufe weiter, so können auch Exoten bei uns zum Anbau gelangen, von denen nicht mehr alle Individuen oder Varietäten unseren Winter auszuhalten vermögen, von denen vielmehr nur harte Exemplare oder Abarten für unsere Gegenden in Frage kommen können. Hier beginnt nun die eigentliche Aufgabe der Acclimatisation. Die wichtigere Aufgabe der Anbauversuche mit fremden Pflanzenarten ist offenbar die Prüfung, welche von ihnen überhaupt für unsere Gegenden passend sind und ist hierbei nicht nur das Wärmebedürfniss, sondern auch das Bedürfniss derselben an Luftfeuchtigkeit, Boden u. s. w. in's Auge zu fassen. Man wird hierbei auch auf die etwa in der Heimath auftretenden Varietäten Rücksicht zu nehmen haben und solche Bäume unter Umständen bevorzugen, die in ihrer Heimath Varietäten gebildet haben, die durch Reifüberzug über den Blättern der grösseren Lufttrockenheit gegenüber widerstandsfähiger geworden sind oder an der Grenze des Gebietes sich mit einer grösseren Unempfindlichkeit gegen die Kälte ausgestattet haben, indem im Laufe der Jahrtausende alle frostempfindlichen Individuen zu Grunde gingen und nur die harten Formen sich erhielten. Die Provenienz des Samens ist ja von grösster Bedeutung nicht allein bezüglich morphologischer, sondern ebenso physiologischer Eigenschaften der Pflanzen.

Man wird hierdurch die mühevolle Arbeit, Pflanzen an ein anderes Klima zu gewöhnen, umgehen.

Ein Abhärten des Individuums tritt nicht oder doch nur in sehr beschränktem Grade ein, und wenn vielfach jüngere Pflanzen frostempfindlicher scheinen, als ältere, so liegt das nur daran, dass erstere durch ihre flache Bewurzelung im Winter sich vom Boden aus nicht so leicht durchwärmen können, dass sie durch Wärmeausstrahlung mehr Wärme einbüssen, dass sie auch ihre Triebe später zum Abschluss bringen, als ältere Bäume.

Ein Abhärten erfolgt hauptsächlich durch Züchtung härterer Individuen aus dem Samen, durch künstliche und natürliche Zuchtwahl. Es liegt nahe, dass dies nur bei annuellen und solchen

Digitized by Google

landwirthschaftlichen und gärtnerischen Pflanzen in absehbarer Zeit zu einem Resultate führen kann, die schon im frühsten Lebensalter keimfähige Samen produciren. Dass das Wärmebedürfniss der Pflanzen ein individuell sehr verschiedenes ist, giebt sich nicht allein zu erkennen aus der Thatsache, dass von den Pflanzen eines Saatbeetes oft nur ein Theil erfriert, andere durch gleiche Kältewirkung unbeschädigt bleiben, sondern ist auch zu erkennen in einem gleichartigen Fichtenbestande, in welchem gleich grosse und gleich kräftige Nachbarpflanzen im Beginn der Triebentwicklung um 2 bis 3 Wochen differiren.

In beschränktem Grade nur findet auch eine Anpassung der Pflanzen an veränderte klimatische Verhältnisse statt.

Wir haben vorstehend gezeigt, dass das Wärmebedürfniss der Pflanzen ein verschieden grosses ist, je nach der Pflanzenart, nach Varietät und nach Individuum, und komme ich nun zur Beantwortung der Frage, ob die Pflanze ein geeignetes Werkzeug ist, dessen man sich bedienen könne, das Klima einer Gegend aus dem Beginn der Vegetationserscheinungen zu beurtheilen. Diese Annahme liegt der Ausführung der sogenannten phänologischen Beobachtungen zu Grunde.

Man ist von dem Gedanken ausgegangen, dass die verschiedenen Entwicklungsstufen, welche eine Pflanze im Laufe der Vegetationszeit erreicht, also der Beginn der ersten Blattentfaltung, der Eintritt voller Belaubung, der ersten Blüthe, der Fruchtreife, des allgemeinen Blattabfalles u. s. w., das Ergebniss der im Laufe des Jahres auf dieselbe zur Wirkung gekommenen Wärme sei, und dass man desshalb in der Pflanze gewissermassen einen Wärmemesser vor sich habe, welcher durch den Eintritt der einen oder anderen der genannten Phänomene unmittelbar anzugeben vermöge, wie gross die Wärmesumme sei, die bis dahin im Verlaufe des Jahres in einer Gegend zur Geltung gekommen sei. Man hat geglaubt, aus der Beobachtung der Vegetationserscheinungen unmittelbar einen Schluss auf das Klima einer Gegend ziehen zu können, und durch Aufstellung von Blüthenkalendern und dgl. ohne weitere meteorologische Beobachtungen, d. h. nur durch Vergleich der Termine im Eintritte gewisser Vegetationserscheinungen das Klima charakterisiren zu können.

Anfänglich glaubte man sogar, die Wärmewirkung auf die

Digitized by Google

Pflanze in Zahlen ausdrücken zu können und hat verschiedene Wege eingeschlagen, die Wärmesummen zu berechnen, doch sind diese Versuche als verfehlt wieder aufgegeben, und wird es auch sicherlich in der Folgezeit nicht gelingen, irgend einen Ausdruck für die in der Pflanze zur Geltung gelangte Wärme zu finden.

Es mag hier nur kurz angedeutet werden, in welcher Weise man versuchte, die Wärmesumme zu finden.

Man begann vom 1. Januar an die Wärme zu summiren, welche an jedem Tage ermittelt wurde.

Wesshalb gerade der 1. Januar als Anfangstermin gewählt wurde, ist wissenschaftlich nicht zu begründen. Die Tagestemperatur wurde in verschiedenster Weise festgestellt, entweder aus der mittleren Temperatur bei mehreren Beobachtungen, oder aus der Maximaltemperatur im Schatten oder aus der Maximaltemperatur in der Sonne oder auf anderem Wege.

Dass keine dieser Ermittelungsmethoden wissenschaftlich zu begründen ist, liegt auf der Hand und wurde auch klar empfunden, indem man zunächst für nöthig hielt, die gefundenen Tagestemperaturen zu berichtigen, indem man nur die in der Pflanze wirksamen Theile derselben in Rechnung zog. Wesshalb man nur z. B. die Temperaturen bis 4° C. in Abzug brachte, während doch erwiesenermassen schon bei geringeren Temperaturen die Samen höherer Pflanzen keimen, ist wissenschaftlich nicht zu begründen. Wesshalb man Temperaturen über 25—30° C., die in der Pflanze weniger wirksam werden, als niedere Temperaturen, voll in Anrechnung brachte, war nicht einzusehen. Wir erkennen daraus, dass die Ermittelung der Tagestemperaturen, welche als ein Theil der in der Pflanze zur Wirkung gekommenen Wärmesumme dienen sollte, eine sehr willkürliche war. Indem man nun die Tageswärme vom 1. Januar an bis zum Eintritt des Laubausbruches oder anderer Vegetationserscheinungen aufsummirte, glaubte man einen Ausdruck gefunden zu haben für die in der Pflanze bis dahin zur Geltung gekommenen Wärme des Jahres. Man ist in der Wissenschaft längst davon abgekommen, diesen Wärmesummen noch irgend welchen Werth beizumessen.

Der Gedanke, die Pflanze als Wärmemesser zu benutzen, wird aber immer noch von einzelnen Forschern aufrecht erhalten,

Digitized by Google

und sind sogar die Staatsforstbeamten genöthigt worden, sich an den phänologischen Beobachtungen zu betheiligen. Es erscheint desshalb gerechtfertigt, zu prüfen, ob der Grundgedanke, dass nämlich aus dem Eintritt gewisser Vegetationserscheinungen auf das Klima einer Gegend geschlossen werden könne, berechtigt sei oder nicht.

Wir haben gesehen, dass die Pflanze ihre Wärme theils aus der Luft, theils aus dem Boden bezieht. Würde man nun auch den Einfluss des Standortes, etwaigen Schutz gegen directe Insolation oder gegen den Einfluss kalter oder warmer Winde bei allen Beobachtungen als gleichartig betrachten, was natürlich nicht der Fall ist, so würde immer noch der Einfluss des Bodens als wichtiger Wärmequelle uns hindern, aus dem Eintritt einer bestimmten Vegetationserscheinung in verschiedenen Gegenden auf ein gleiches Klima zu schliessen. Es ist bekannt, welchen grossen Einfluss die Bodenbeschaffenheit auf seine Durchwärmung ausübt. Der Wassergehalt, die Beschaffenheit der Bodendecke, grössere Schwere oder Leichtigkeit des Bodens u. s. w. bedingen das schnelle oder langsame Eindringen der Wärme in den Boden, und erwacht die Vegetation auf einem leichten, mässig feuchten Sandboden weit früher, als auf einem nassen Lehm- oder Thonboden. Der Eintritt einer bestimmten Vegetationserscheinung kann bei demselben Klima in derselben Gegend um Wochen sich verschieben, je nachdem die Pflanze auf dem einen oder anderen Boden steht. Beachtet man dies nicht, so kann man zu ganz falschen Anschauungen über die Luftwärme einer Gegend gelangen. In dem Eintritt einer bestimmten Vegetationserscheinung erhält man also nicht den Einfluss der aufsummirten Luftwärme einer Gegend, sondern der vereinten Einwirkungen der Luft- und Bodenwärme auf die Pflanze. Dazu kommt noch, dass die Pflanze auf höhere Temperaturen, als solchen von 25—30° C. nicht mehr durch beschleunigtes Wachsthum reagirt, vielmehr ihr Wachsthum verlangsamt, dass es verfehlt wäre, anzunehmen, dass zwei Tage mit 10° C. Mitteltemperatur gleichen Effect hervorbringen, als ein Tag mit 20° C. Die Pflanze ist durchaus kein geeigneter Maassstab zur Berechnung der Lufttemperaturen und kann nicht als accumulirender Thermometer verwendet werden. Auf die individuellen Verschiedenheiten im Wärmebedürfniss, auf die Entstehung wärmebedürftiger oder anderer-

Digitized by Google

seits harter Varietäten wurde schon oben hingewiesen. Dass hierdurch der Werth der angestellten Beobachtungen in hohem Grade in Frage gestellt wird, liegt nahe, und es bedarf nicht des Hinweises auf die Schwierigkeiten bei Fixirung der zu bestimmenden Vegetationserscheinungen, auf die Unzuverlässigkeit der Beobachtungen durch Personen, die beim besten Willen durch anderweite Dienstesgeschäfte oft genug verhindert sind, die Beobachtungen gewissenhaft auszuführen, um zu erkennen, dass der wissenschaftliche Werth dieser Beobachtungen ein sehr fraglicher ist. Die lange Jahre hindurch in Bayern an zahlreichen Stationen ausgeführten phänologischen Beobachtungen haben zu keinen wissenschaftlich verwerthbaren Resultaten geführt, und somit werden auch die nunmehr in ganz Deutschland, mit Ausschluss von Bayern und Sachsen, an mehreren Hunderten von Stationen ausgeführten Beobachtungen ein Resultat von sehr zweifelhaftem Werthe ergeben.

§ 27. Einwirkungen des Lichtes auf das Pflanzenleben.

Die Processe des Wachsthums erfolgen unabhängig vom Lichte und stehen vorzugsweise unter dem Einflusse höherer Wärmegrade, dagegen ist die Erzeugung organischer Substanz ganz und gar von der in den Lichtstrahlen liegenden lebendigen Kraft abhängig.

Der Assimilationsprocess ist an die Gegenwart des Chlorophylls in einer lebendigen Zelle, über das Seite 41 gesprochen wurde, an die Gegenwart von Kohlensäure und Wasser und an eine genügende Lichtintensität gebunden. Er besteht darin, dass die Kohlensäure durch die Aetherschwingungen des Lichtes in Kohlenstoff und Sauerstoff gespalten wird, wobei der Sauerstoff ausgeschieden wird, der Kohlenstoff in Verbindung mit den Bestandtheilen des Wassers zu einem Kohlenhydrat sich verbindet. Wahrscheinlich verläuft dieser Process so, dass aus $CO_2 + H_2O$ durch Abspaltung von 2 Atomen O zunächst Formaldehyd CH_2O gebildet wird. Indem dann sechs Theile davon zusammentreten, entsteht die Verbindung des Traubenzuckers $C_6H_{12}O_6$, die leicht durch Abspaltung eines Molecüls Wasser (H_2O) in Stärke $C_6H_{10}O_5$ umgewandelt wird, wie umgekehrt durch Wiederaufnahme von Wasser aus Stärkemehl wieder Traubenzucker entstehen kann. In letzterer Form wird das Assimilationsproduct wanderungsfähig. Findet der Process langsam statt, so

Digitized by Google

wird das Assimilationsproduct aus dem Chlorophyllkorn ebenso schnell fortgeführt, als es entsteht, bei lebhafterer Assimilation sammelt sich dasselbe im Chlorophyllkorn an in Form von Stärkeeinschlüssen, seltener als fettes Oel, um erst wieder zu verschwinden, wenn bei mangelnder Lichtintensität die Neubildung organischer Substanz aufhört, während die angesammelten Vorräthe aus der Zelle allmälig fortgeleitet werden.

Die Lebhaftigkeit des Assimilationsprocesses hängt in hohem Grade von der Intensität des Lichtes ab. Im Dunklen oder bei einer Lichtwirkung, die für die Erregung des Assimilationsprocesses nicht genügend ist, findet zwar eine Verwendung der vorgebildeten organischen Stoffe zu den Processen der Zelltheilung und des Zellwachsthums statt, aber es wird keine neue Substanz erzeugt und die Pflanze geht an Erschöpfung zu Grunde, wenn der Vorrath an verwendbaren Bildungsstoffen verbraucht ist. In unseren geheizten, aber mangelhaft erleuchteten Wohnräumen gehen desshalb die Pflanzen so oft ihrem schnellen Verderben entgegen, zumal, wenn sie nicht nahe dem Fenster aufgestellt sind. Es kann dort das Licht wohl genügen, um das Ergrünen der neu entstehenden Blätter zu bewirken, da aber zur Assimilation ein höherer Lichteffect nothwendig ist, so gehen die Pflanzen zu Grunde. Wenn es schon sehr schwer hält, das Temperaturminimum zu bestimmen, bei welchem das Wachsthum der verschiedenen Pflanzenarten beginnt, so fehlt uns leider zur Zeit noch jeder brauchbare Maassstab, die Lichthelligkeit festzustellen, welche zur Erweckung des Assimilationsprocesses nothwendig ist. Eine Steigerung der Assimilationsthätigkeit erfolgt bis zu der direkten Sonnenlichtwirkung.

Wie schon bemerkt, genügt ein geringeres Maass der Helligkeit, wie es etwa erforderlich ist, um das Lesen eines Buches zu gestatten, um das Ergrünen der Pflanze herbeizuführen. Dasselbe steigert sich bis zur Helle eines sonnigen Sommertages, nimmt aber bei directer Insolation wieder ab, was zum Theil in einer Stellungsveränderung der Chlorophyllkörner, oft auch in einer Zerstörung des Chlorophylls seinen Grund hat. Im diffusen Lichte nehmen die Chlorophyllkörner nämlich eine Stellung an, durch welche sie den Lichtstrahlen die grösstmögliche Fläche darbieten. Sie wandern im Protoplasma auf diejenige Seite der Zellen, welche den Lichtstrahlen rechtwinklig zugekehrt sind, auch verändern sie sehr

Digitized by Google

oft ihre Gestalt insofern, als sie ihren Durchmesser vergrössern und dabei flacher werden. Bei sehr intensiver Lichtwirkung dagegen, also bei directem Sonnenlichte, wandern sie an die Seitenwände der Zellen, so dass sie den Lichtstrahlen ihre schmale Seite zukehren. Es ist leicht einzusehen, dass in solcher Stellung auch das Blatt weniger dunkelgrün erscheinen muss, als bei der Stellung der Chlorophyllkörner im diffusen Lichte. Bei sehr intensiver Beleuchtung vereinigen sie sich auch wohl hier und da in den Ecken der Zellen zu dichten Klumpen. Bei lange währender Verdunkelung, bei Frostwetter, bei Erkrankungen der Pflanze tritt dieselbe Stellung ein, die also in einem Bleicherwerden der Pflanze sich äussert. Wahrscheinlich handelt es sich bei diesen Stellungs- und Gestaltsveränderungen des Chlorophylls um eine Schutzeinrichtung gegen intensive Lichtstrahlen, die durch ihre allzu lebhaften Schwingungen das Chlorophyll zerstören könnten, oder es soll eine dem Organismus schädliche, übermässige Anhäufung von Assimilationsproducten im Chlorophyllkorn dadurch vermieden werden. Dass eine wirkliche Zerstörung des Chlorophylls durch intensive Beleuchtung oft vorkommt, wenn Pflanzen, die im Schatten erwachsen waren, plötzlich der directen Insolation ausgesetzt werden, ist oft zu beobachten. Allerdings ist in vielen Fällen die Bräunung der Blätter an frei gestellten Pflanzen nicht der Lichtwirkung, sondern der Vertrockung durch Hitze und allzugesteigerte Transpiration zuzuschreiben. Die sogenannten Schattenpflanzen gedeihen meistens ganz vortrefflich auch bei directer Insolation, wenn sie nur durch genügende Luftfeuchtigkeit gegen Vertrocknen geschützt sind. Ihre Oberhaut ist meist so wenig durch Cuticularisirung geschützt, dass sie ausserhalb der feuchten Waldluft durch Vertrocknen zu Grunde gehen. Schattenpflanzen sind sie nur in dem Sinne, als sie auch bei geringer Lichtwirkung noch wachsen und gedeihen, bei der andere Pflanzen nicht mehr mit ausreichender Geschwindigkeit assimiliren können. Selbst die sogenannten Lichtpflanzen erkranken, wenn sie in feuchter Luft, sei es der Gewächshäuser, sei es des geschlossenen Waldes, ihre Blätter ausgebildet haben; denn diese entwickeln in der feuchten Umgebung nur eine wenig verkorkte Oberhaut, die der trockenen Luft, dem Luftzuge und der directen Sonne ausgesetzt, das Blattzellgewebe nicht genügend gegen Vertrocknen zu schützen vermag.

Digitized by Google

Irrthümlicherweise schreibt man der Lichtwirkung oft genug Beschädigungen von Pflanzen zu, welche lediglich dem Austrocknen der oberen Bodenschichten nach Freistellung zugeschrieben werden dürfen.

Wenn die mit Buchen untermischten Kiefernbestände auf Sandböden kahl abgetrieben werden, so gedeihen die aus den Buchenstöcken sich entwickelnden Ausschläge ebenso wie die stehen gebliebenen jungen Buchenkernlohden in den ersten Jahren vortrefflich. Nach wenigen Jahren verschwinden die Buchen aber meist vollständig und an Stelle der Mischbestände treten reine Kiefernbestände. Zweifellos hat hier das nach dem schnellen Aufzehren der oberen Humusschicht eintretende Austrocknen der oberen Bodenschichten, in denen jene Buchen ihre Bewurzelung fast ausschliesslich entwickelten, den Tod derselben nach sich gezogen, da ein solches Wurzelsystem nicht im Stande ist, in wenig Jahren sich zu ändern und mehr in die Tiefe zu dringen. Aehnliches gilt auch für andere im Vollbestande erwachsene Schattenhölzer, z. B. für Ilex, dessen Verschwinden nach dem Abtriebe des Bestandes weniger dem Lichte, als der Bodenaustrocknung zuzuschreiben ist.

Zur Erweckung des Assimilationsprocesses ist eine erheblich grössere Lichtintensität erforderlich als zum Ergrünen der Pflanze. Viele, im unteren Kronendach eines Bestandes entwickelte Blätter sind schön grün und transpiriren, aber ihre Assimilationsthätigkeit ist auf ein Minimum beschränkt oder ganz verloren gegangen. Sie werden erzeugt, weil noch in den Zweigen plastische Stoffe als Reservestoffe abgelagert sind, welche die Knospe zur Triebbildung ermöglichen, sie ergrünen, weil das Licht hierfür ausreicht, sie transpiriren, aber sie assimiliren nicht, weil das Licht nicht ausreicht. Mit der Erschöpfung der jüngsten Zweige an plastischen, wanderungsfähigen Stoffen hört das Austreiben der Knospen auf und die Zweige sterben ab. Eine Lichtstellung wird dagegen auch ohne Vergrösserung der Blattfläche eine Steigerung der Assimilation zur Folge haben können, wenn, wie das im Bestandesschlusse so oft der Fall ist, die Zufuhr von Bodennährstoffen genügt, um einer grösseren Zuwachsthätigkeit Rechnung zu tragen. Mit der Lichtintensität steigert sich auch die Lebhaftigkeit des Assimilationsprocesses und für die ganze Pflanze wird man sagen können,

Digitized by Google

dass auch mit der Grösse der Blattfläche, welche dem Lichte zugängig ist, die Grösse der Substanzproduction sich steigert. Mit dem Satze, dass mit der Grösse der Blattfläche auch die Production von organischer Substanz wachse, ist aber in Wissenschaft und Praxis mancher Irrthum verknüpft worden.

Die Ausgiebigkeit der Assimilation ist offenbar noch durch eine Reihe anderer Factoren bedingt und zwar zunächst durch die Wärme.

Die Lichtstrahlen allein vermögen nicht, im Winter die immergrünen Laub- und Nadelholzpflanzen zur Assimilationsthätigkeit zu erwecken. Wir haben gesehen, dass auch die Assimilation, wie andere Lebenserscheinungen mit einem gewissen Temperaturminimum beginnt, bis zum Optimum wächst und über dieses hinaus wieder vermindert wird. Im Hochgebirge werden auch die bis zum Fusse des Stammes dicht benadelten Fichten trotz intensiver Lichtwirkung weniger assimiliren, als in den wärmeren Lagen des Flachlandes, und wenn das engringige Fichtenholz der Hochgebirgsfichte eine mindere Qualität besitzt, so äussert sich in der geringen Zuwachsgrösse und gleichzeitig in der relativ geringen Dickwandigkeit der erzeugten Tracheiden der ungünstige Einfluss geringerer Wärmewirkung auf den Ernährungsprocess trotz verhältnissmässig sehr grosser Blattoberfläche und grosser Lichtintensität.

Ein zweites, die Assimilationsgrösse beeinflussendes Moment liegt in der Grösse des Kohlensäuregehaltes, also gewissermaassen in der Nährkraft der Luft. Es ist experimentell festgestellt, dass eine Steigerung des Kohlensäuregehalts der Luft für die Assimilation höchst förderlich ist. Bei einem Gehalt der Luft von 5—10 % CO_2 hat man bei genügender Lichtwirkung das Maximum der Sauerstoffausscheidung beobachtet und gefunden, dass 4—5mal soviel Substanz erzeugt wurde als bei gewöhnlicher Luft. Noch grössere Kohlensäuremengen in der Luft hindern den Assimilationsprocess um so mehr, je geringer die Lichtintensität. Wir wissen nun, dass die atmosphärische Luft in der Regel 0,04 bis 0,06 % Kohlensäure enthält, dass dagegen die Luft geschlossener Waldbestände in Folge der Kohlensäureausströmung aus dem humosen Boden nahezu 0,1 %, also etwa das Doppelte an CO_2 enthält. Die Rücksicht auf die Erhaltung des grösseren Kohlensäuregehalts der Waldluft hat ja schon vor mehreren Decennien

Digitized by Google

dahin geführt, dass man Waldmäntel von Nadelholz besonders gegen den Feldrand oder gegen breite Wege und Schneisen anlegte, und dass man am Waldrande einen breiten Streifen nicht durchforstete.

Wenn auch hierbei gleichzeitig dem ausdörrenden und Humus verzehrenden, weil dessen Zersetzung beschleunigenden Einflusse des Windes entgegengetreten werden sollte, so wurde doch zugleich an die Erhaltung der Kohlensäure für den Wald gedacht.

Ein dritter, äusserst wichtiger Factor für die Grösse und Ergiebigkeit des Assimilationsprocesses ist die Menge der zugeführten mineralischen Nährstoffe aus dem Boden. Schon ein flüchtiger Vergleich der Zuwachsgrösse im Verhältniss zur Blattgrösse auf besten und schlechten Böden zeigt, dass eine gleich grosse Blattfläche auf nahrkräftigem Boden mehr Substanz erzeugt, als auf schlechtem Boden und man müsste ja die Bedeutung der mineralischen Nährstoffe geradezu ableugnen, wenn man deren Einfluss auf die Zuwachsgrösse nicht anerkennen wollte. In der That wird aber oft genug der Umstand nicht berücksichtigt, dass ein mit Bodennährstoffen reichlich versorgtes Blatt schneller und erfolgreicher assimilirt, als ein ebenso grosses und ebenso beleuchtetes Blatt bei geringer Nahrungszufuhr.

Die Richtigkeit des vorstehenden Satzes erhellt zunächst aus der Wahrnehmung, dass der Zuwachs eines Baumes sich plötzlich verdoppeln oder verdreifachen kann ohne irgendwelche Steigerung der Blattflächengrösse und Beleuchtungsintensität, wenn die Ernährung der Wurzeln sich erheblich vergrössert. Einzelne Bäume des Mittelwaldes, ältere Kiefern mit allseitig freier Krone lassen unmittelbar nach dem Abhiebe des umgebenden Bestandes einen gewaltigen Lichtstandszuwachs erkennen, ohne dass ihre Krone sich vergrössert hat oder besser beleuchtet wurde. Die schnelle Aufschliessung der Bodennährstoffe unter der unmittelbaren Einwirkung der Atmosphärilien ist in diesen Fällen die Veranlassung zur gesteigerten Wurzelernährung. Die zuvor ungenügend ernährte Baumkrone steigert nun ihre Thätigkeit um das Mehrfache. Daraus darf geschlossen werden, dass an einem frei stehenden Baume in Folge der allseitigen Lichtwirkung weit mehr Blätter zur Entwicklung gelangen, als nothwendig sein würden, um die aus dem Boden zugeführten Nährstoffe zu verarbeiten und dass in Folge dessen jedes einzelne Blatt nicht mit voller Kraft zu arbeiten vermag.

Digitized by Google

Dies wird durch die Wahrnehmung bestätigt, dass voll belaubte Bäume einen grossen Theil, selbst die Hälfte ihrer Aeste und Blätter verlieren können, ohne dass ihr Zuwachs sich vermindert. Aestet man solche Bäume von unten auf, so steigert sich der Zuwachs im Gipfel derselben ganz bedeutend. Die dort befindlichen Blätter werden nun zu voller Thätigkeit angeregt, da ihnen die mineralischen Nährstoffe zu Gute kommen, die zuvor in der unteren Kronenhälfte verbraucht wurden. Im unteren Stammtheile vermindert sich entsprechend die Zuwachsgrösse. Bäume im dicht geschlossenen Bestande mit beschränkter Kronenentwicklung assimiliren in dem gut beleuchteten Gipfel mit voller Kraft, da unter normalen Verhältnissen die Nahrungszufuhr aus dem Boden vollständig ausreicht, um deren Bedarf zu decken. Der beschattete untere Kronentheil assimilirt dagegen aus Lichtmangel nur sehr wenig. Wird bei einer Durchforstung oder einem Lichtungshiebe die Lichteinwirkung auf die Kronen gesteigert, dann nimmt auch sofort der Zuwachs zu, da nun eine vollständige Ausnutzung der Bodennährstoffe in der gesteigerten Assimilation möglich ist. Würde man dagegen auch nur um Weniges die Blattmenge oder die Beleuchtung der Kronen noch vermindert haben, so hätte das sofort den Zuwachs geschädigt.

Wird die Baumkrone vergrössert und besser beleuchtet und gleichzeitig das Wurzelvermögen gesteigert, so nimmt der Zuwachs des Baumes andauernd an Grösse zu (Freistandszuwachs). Vermindert sich aber einer von beiden Factoren, so sinkt der Zuwachs, wenn auch der andere Factor noch so gross sein mag. Die Frage, ob die Zuwachssteigerung eines Baumes, die sich nach dessen Freistellung aus geschlossenem Bestande sofort einstellt, eine andauernde sein werde, kann nur dann bejahend beantwortet werden, wenn die Steigerung der Nährstoffzufuhr aus dem Boden eine bleibende ist und gleichzeitig die Baumkrone an Grösse zunimmt.

Der Assimilationsprocess erfolgt am lebhaftesten bei dem vollen weissen Lichte. Zerlegt man dasselbe und untersucht die Wirkung der einzelnen Spectralfarben, so zeigt sich, dass diejenigen Strahlen die wirksamsten sind, welche von dem Chlorophyllfarbstoff am meisten absorbirt werden und dies ist das Roth. Die Wirkung sinkt langsam durch das Gelb zum Grün und ist im

Digitized by Google

Violett und Ultraviolett nur noch eine äusserst geringe. Es kommen also die Strahlen von geringer und mittlerer Brechbarkeit, die dem Auge als hellleuchtende erscheinen, vorwiegend für die Assimilation in Frage. Die Wirkung der Lichtstrahlen hängt in hohem Grade davon ab, ob und wie weit sie in das Pflanzengewebe einzudringen vermögen. Ein Theil derselben wird von der spiegelnden Oberfläche reflectirt, von der Natur des Pflanzengewebes hängt es ab, wie weit dasselbe durchleuchtet werden kann und welche farbigen Strahlen am tiefsten einzudringen vermögen. Am tiefsten vermag das rothe und gelbe Licht in die Gewebe einzudringen und oft noch im Markzellgewebe der Sprossaxen wenigstens Chlorophyllfarbstoff hervorzurufen.

Um das Licht vollständig auszunutzen, sind die meisten Blätter der Pflanzen aus zarten Lamellen chlorophyllhaltiger Zellen gebildet und der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen so zugewendet, dass sie dasselbe in der grössten Oberfläche treffen. Lichtstrahlen, welche die Substanz eines Blattes durchdrungen haben, sind natürlich in ihrer Wirkung schon bedeutend abgeschwächt, und die direct insolirten Blätter des Gipfels assimiliren bei genügender Nährstoffzufuhr von unten weit ausgiebiger, als die Blätter der unteren und inneren Krone, welche nur zerstreute Lichtstrahlen und solches Licht empfangen, das die Substanz der höher stehenden Blätter bereits passirt hat. Der langsame Wuchs der jungen Pflanzen unter dem dichten Kronendache eines Mutterbestandes zeigt, wie wenig wirksame Lichtstrahlen jenes noch durch sich hindurchlässt.

Die Wirksamkeit des Lichtes beschränkt sich aber nicht auf den Assimilationsprocess, vielmehr ruft dasselbe noch mannigfache andere Erscheinungen im Pflanzenleben hervor. Indirect von dem Assimilationsprocesse abhängig ist die Verdunstungsgrösse der Blätter. Wir haben Seite 61 gesehen, dass im Lichte die Spaltöffnungen offen, im Dunkel wenigstens sehr oft geschlossen sind. In letzterem Zustande ist die Verdunstung eine weit geringere, als am Tage bei offenen Spaltöffnungen. Das Licht fördert also die Transpiration der Pflanzen.

Ferner ist auf die Erscheinung hinzuweisen, dass die dickwandigen, der Festigung der Pflanze dienenden Zellen, insoweit sie überhaupt dem Lichte zugänglich sind, unter der Einwirkung des vollen Lichtes am vollständigsten sich ausbilden. Pflanzen,

Digitized by Google

die im Schatten erwachsen sind, zeigen eine weit geringere Festigkeit der sclerenchymatischen Organe des Hypodermas, und der Gefässbündel, wie solche im vollen Sonnenlicht erwachsene. Daher stammt das Lagern des Getreides. Ein Irrthum ist es aber, wenn man die Dickwandigkeit oder selbst den Verholzungsgrad der Elemente des Jahrringes der Bäume von der Einwirkung des Lichtes hat abhängig machen wollen. Der neue Jahresring, der sich aus dem Cambiummantel entwickelt, ist ja überhaupt bei älteren Axentheilen mit dickerer Rinde für die Lichtstrahlen unerreichbar und seine Beschaffenheit hängt von Verhältnissen ab, die wir bei der Besprechung des Dickenwachsthumes der Bäume näher kennen lernen werden.

Das Licht wirkt ferner in auffallendem Maasse verzögernd auf das Längenwachsthum aller solcher Organe ein, welche chlorophyllhaltig sind. Sprossaxen und Blätter, die noch in der Entwicklung begriffen sind, verlängern sich im Dunklen oder schon bei geschwächtem Lichte weit mehr, als bei voller Lichtwirkung. In Verbindung mit dem Aufhören des Ergrünens führt das zu den bekannten Erscheinungen des Etiolirens. Im gewissen Grade wirkt das Licht auch auf das Längenwachsthum der Bäume, über das noch weiter unten § 40 eingehender gesprochen werden soll. Der Einfluss des Lichtes äussert sich schon darin, dass die Streckung der Organe während der Nacht schneller von Statten geht, als am Tage und gegen Morgen ein Maximum der Geschwindigkeit erreicht.

Als Heliotropismus bezeichnet man ferner die Eigenschaft der Pflanzen, sich durch die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen beeinflussen zu lassen. Positiver Heliotropismus wird die allbekannte Erscheinung bezeichnet, dass Blätter und Axen der Pflanze bei einseitiger Beleuchtung sich dem Lichte zuwenden und schliesslich sich in die Richtung der Lichtstrahlen zu stellen suchen. Nicht nur in den Zimmern, sondern auch an Waldrändern ist jenes Hinwachsen zum Lichte leicht zu beobachten. Als negativen Heliotropismus bezeichnet man dagegen die Erscheinung, dass Pflanzentheile sich vom Lichte abwenden und in der, der Lichtquelle entgegengesetzten Richtung fortwachsen, wie das z. B. der Fall ist bei der Klammerwurzel des Epheu, bei den Ranken der Weinarten, die sich in Folge dessen der Wand oder was es sei, fest anlegen. Endlich nennt man Transversal-Heliotro-

Digitized by Google

pismus die Erscheinung, dass sich die Blätter mit ihrer Oberfläche genau rechtwinklig zu den Lichtstrahlen stellen und diesen somit die grösste Fläche darbieten. Bei voller allseitiger Beleuchtung stellen sich desshalb die Blätter in der Regel so, dass sie ihre Oberseite dem Himmel zukehren, bei einseitigem Lichteinfall, z. B. an Waldrändern u. s. w. dagegen die Blätter der Seite zuwenden, von der das Licht vorzugsweise einfällt. Eine irgend befriedigende Erklärung von diesen Einwirkungen der Lichtstrahlen auf die Wachsthumsrichtung der Pflanze zu geben, sind wir noch nicht im Stande.

Auch die sogenannten Schlafbewegungen der Pflanzen können wir noch nicht genügend erklären. Bekanntlich nehmen viele Blätter, aber auch manche Blüthen bei Tag, d. h. bei Beleuchtung, eine andere Stellung, (Tagstellung) ein, als bei Nacht oder im Dunklen (Nachtstellung). Dies tritt besonders bei den zusammengesetzten Blättern deutlich hervor, deren Blättchen am Tage ihre Oberfläche senkrecht zur Richtung der Lichtstrahlen stellen, bei Nacht dagegen entweder ihre Blätter nach oben oder nach unten so zusammenschlagen, dass sie mehr eine verticale Stellung einnehmen.

Die Blüthen öffnen sich in der Regel bei Tag und schliessen sich des Nachts, doch kommt es auch oft vor, dass das Oeffnen in andere Tageszeiten, z. B. in die Abendstunden fällt, was vielfach mit der Zeit zusammentrifft, in welcher die auf die Pflanzenart angewiesenen Blumeninsecten ausschwärmen. Der Schluss der Blüthen bei Nacht stellt eine Schutzvorrichtung dar gegen die nachtheiligen Einflüsse der Thaus auf die zarten Sexualorgane.

Die Nachtstellung der Blätter schützt diese vor allzugrosser Abkühlung durch Wärmeausstrahlung. An den zusammengesetzten Blättern tritt fast immer deutlich ein sogenanntes Bewegungspolster hervor.

Am Grunde der Blättchen, auch wohl an der Basis der Hauptblattstiele zeigt sich eine kurze walzenförmige Anschwellung, die dem darüber befindlichen Blatttheile als Gelenk dient. Die Gefässbündel sind hier axil gelagert, so dass das Gelenk sich nach aufwärts oder abwärts bewegen kann, ohne dass die Gefässbündelorgane sich zu strecken nöthig haben.

Das saftige Parenchym, welches die axilen Gefässbündel umgiebt und ungemein kräftig entwickelt ist, besitzt nun die Eigenschaft, dass unter dem Einfluss der Dunkelheit seine Turgescenz

Digitized by Google

sich auf der einen Seite in höherem Grade vermehrt, als auf der anderen und dass hierdurch die Gelenkseite mit höherer Turgescens sich stärker ausdehnt und eine convexe Gestalt annimmt, während die weniger turgescirende Seite zusammengedrückt und concav gestaltet wird.

Bei Tage nimmt die Turgescenz des Blattgelenkes wieder ab und zwar schneller auf der convexen Seite, in Folge dessen die Tagstellung zurückkehrt. Leider wissen wir auch für den Umstand, dass mit dem Aufhören der Beleuchtung eine Seite des Blattgelenkes stärker turgescirt, als die andere, noch keine befriedigende Erklärung.

Endlich haben wir noch auf die eigenartigen Bewegungen des Protoplasmas und der in ihm enthaltenen Körper hinzuweisen, die unter der Einwirkung des Lichtes stehen. Ueber die Bewegungen der Chlorophyllkörner bei wechselndem Lichte wurde schon berichtet, aber auch die Schwärmzellen der Algen zeigen eine Empfindlichkeit gegen das Licht, die sich darin äussert, dass sie sich mit ihrer Längsaxe in die Richtung der Lichtstrahlen stellen und nun entweder zum Lichte hinschwärmen oder dasselbe fliehen. Bei intensiver Beleuchtung findet meist das letztere statt, bei mittlerer Lichtintensität schwärmen manche Individuen dem Lichte zu, während andere dasselbe fliehen.

Auch von den Plasmodien der Schleimpilze ist bekannt, dass sie des Nachts das Substrat, in oder auf dem sie sich ernähren, verlassen, bei Licht dagegen wieder das Dunkel aufsuchen. Auch die Stückelalgen zeigen bei ihren gleitenden Bewegungen eine gewisse Abhängigkeit von der Richtung der Lichtstrahlen.

§ 28. Einwirkungen der Schwerkraft auf das Pflanzenleben.

Alle Theile des Pflanzenkörpers stehen naturgemäss unter dem Einflusse der Anziehungskraft der Erde, doch äussert sich letztere in meist schwer begreiflichen Wachsthumserscheinungen der Pflanzen. Wenn ein Nadelholzbaum durch den Sturm aus seiner verticalen Stellung verschoben worden ist, so entwickelt sich von da an an dem schief stehenden Baume ein weit grösserer Zuwachs auf der Seite, zu welcher der Baum hinneigt, als auf der entgegengesetzten Seite, woraus man schliessen darf, dass die Bildungsstoffe

Digitized by Google

beim Abwärtswandern in der Innenrinde durch die Schwerkraft mehr auf die „Unterseite“ des Stammes gezogen werden. Bei schräg stehenden Aesten wird die Markröhre ebenfalls excentrisch, indem die Ringe auf der Unterseite viel breiter werden, als auf der Oberseite, eine Erscheinung, die als Hyponastie bezeichnet worden ist. Schwer erklärlich ist nur die Thatsache, dass bei einer Reihe von untersuchten Laubholzbäumen gerade im Gegensatz zu den Nadelhölzern die Oberseite horizontal verlaufender Aeste mehr gefördert wird (Epinastie). Es ist auch wahrscheinlich als eine Folge der Schwerkraft anzusehen, wenn die auf der Unterseite der horizontal ausgebreiteten Zweige der Tanne u. s. w. entspringenden Nadeln grösser und kräftiger entwickelt sind, als die der Oberseite des Zweigs entspringenden. Am Allgemeinsten spricht sich die Abhängigkeit der Pflanze von der Anziehungskraft der Erde in den Wachsthumsrichtungen aus, welche alle jugendlichen, sich noch streckenden Pflanzentheile einschlagen und die wir als den Ausdruck des Geotropismus bezeichnen. Die Wachsthumsrichtungen aller Pflanzenglieder stehen in einer gesetzmässigen Beziehung zu der Verticalen, wie wir an der Stellung der Bäume sehen, die immer, d. h. auch an steilen Hängen, eine lothrechte ist. Andererseits wachsen die Wurzeln grösstentheils dem Mittelpunkte der Erde zu, sind positiv geotropisch, während man das Bestreben, in lothrechter Richtung aufwärts zu wachsen, negativen Geotropismus nennt. Wird ein wachsender Pflanzentheil aus seiner natürlichen Stellung gebracht, so suchen durch entsprechende Krümmungen die wachsenden Organe wieder in die Stellung zu kommen, in der sie sich zuvor befanden.

Auch die Seitenzweige und Seitenwurzeln stehen in einer gesetzmässigen Beziehung zu der lothrechten Linie und suchen ihre Stellung in allen Fällen, wo dieselbe gestört wurde, dadurch wieder einzunehmen, dass die noch streckungsfähigen Triebe oder Wurzelspitzen durch entsprechende Krümmungen in die gesetzmässige Richtung zu der Lothlinie zu gelangen suchen. Sehr eigenthümlich, aber zur Zeit noch unerklärlich ist die in so verschiedener Form zum Ausdruck gelangende Einwirkung der Gravitation der Erde zu den Wachsthumsrichtungen der Pflanze und giebt es eine Reihe von Erscheinungen, bei denen es noch nicht möglich ist, zu sagen, ob sie unter dem Einflusse dieser oder anderer Kräfte stehen. Ein

Digitized by Google

Weidensteckling entwickelt im Boden zweierlei Adventivwurzeln, einmal im Callus der unteren Schnittfläche und zweitens aus der unverletzten Oberfläche aus den Korkwarzen der Rinde. Erstere wachsen gerade oder schräg in die Tiefe, letztere wachsen fast horizontal im Boden sich verbreitend. Eine Kiefer, deren Gipfel durch Peridermium Pini getödtet worden ist, bildet einen oder zwei Ersatzgipfel, indem nicht etwa nur die neuen Triebe des obersten Seitenastes unter dem todten Gipfel von da an vertical aufwärts wachsen, sondern auch der ältere Ast oder Zweig eine Krümmung nach oben ausführt. Den entgegengesetzten Krümmungsprocess sehen wir bei dem am Boden hinkriechenden Knieholzstamme, an dem immer nur die letzten 10 oder 20 Jahrestriebe eine aufrechte Stellung einnehmen. Die 10 oder 20 Jahre alte Kniestelle wandert, d. h. dieser Theil streckt sich in die Horizontale.

§ 29. Einwirkungen des mechanischen Druckes und der Erschütterungen auf das Pflanzenleben.

Schon innerhalb der Pflanzen veranlasst der mechanische Druck, den ein Gewebe auf das andere fortdauernd oder periodisch ausübt, gewisse auffällige Erscheinungen. Es sei hier nur an den Druck erinnert, den die äusseren Hautgewebe, die Korkhaut oder Borke auf die sich ausdehnenden Rindegewebe ausüben. Ist auch dieser Rindendruck, wie wir weiter unten sehen werden, keineswegs als Ursache der Verschiedenheiten in Form und Dickwandigkeit der Organe eines Jahrringes zu bezeichnen, so besteht er doch zweifellos, wovon man sich schon dadurch überzeugen kann, wenn man den Rindenmantel eines Sprosses vom Holzkörper loslöst. Man erkennt dann, dass derselbe sich contrahirt, also zuvor elastisch ausgespannt war (Fig. 81). Jeder Längsschnitt in die Rinde eines Sprosses hat zur Folge, dass die äusseren Rindeschichten auseinandertreten und die cambiale Thätigkeit unter vermindertem Druck am Wundrande einen gesteigerten Zuwachs in Form eines Ueberwallungswulstes zur Folge hat.

Wenn ein längere Zeit unter ungünstigen Verhältnissen erwachsener Baum plötzlich durch erhöhte Ernährung vom Boden aus unter gleichzeitiger Lichtstellung seinen Zuwachs vervielfacht, dann tritt eine gewaltige Spannung ein zwischen den inneren Ge-

Digitized by Google

weben und den äusseren Kork- oder Borkeschichten, welche oft zu einem gewaltsamen Zersprengen derselben führt, wie das Fig. 81, 82 und die nebenstehende Figur 90 darstellt.

Ein von aussen auf die Pflanze ausgeübter Druck kann örtlich die Zuwachsthätigkeit erheblich mindern oder gar ganz verhindern. An flachstreichenden Wurzeln ist die Oberseite zumal in

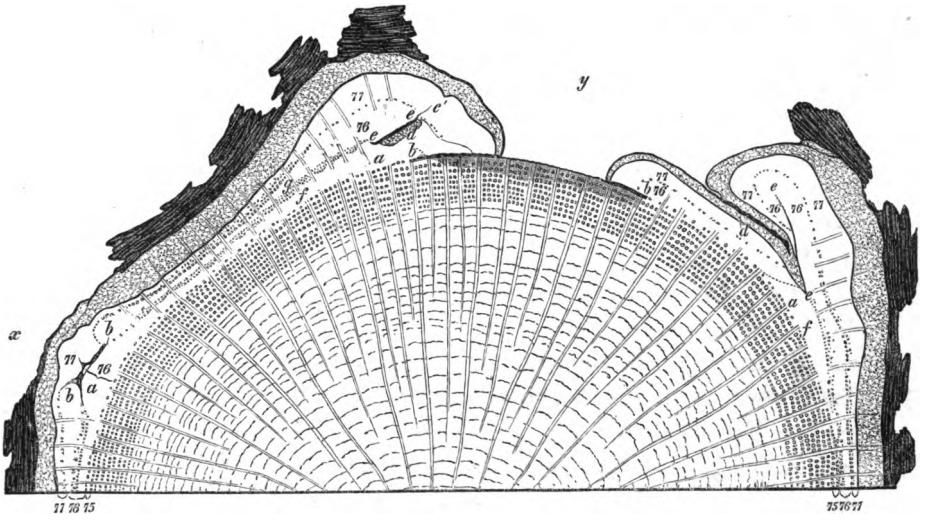


Fig. 90.

Querschnitt eines zwei Jahre vor der Fällung in Folge sehr gesteigerten Zuwachses an den Stellen x und y aufgeplatzten Eichenstammes. An den drei mit a b bezeichneten Stellen hat Vernarbung vom Cambium der Holzfläche aus stattgefunden; das Vernarbungsgewebe hat seine Rinde bei d d. Die losgesprengten Rindelappen haben ebenfalls auf der Cambialfläche Neubildung erzeugt, nämlich das oberhalb e e gelegene Holz. Dieses ist auch als Callus nach den Wänden hin hervorgewachsen c'. Der im Jahre 1876 nach dem Sprengen der Rinde gebildete Jahrring zerfällt in zwei Theile f und g, von denen der innere f im Frühjahre vor der Sprengung schon einen einfachen Gefässkreis gebildet hatte, welchem nach Entstehung einer fast gefässlosen Zone f nochmals eine gefässreichere Zone folgt.

der Nähe des Wurzelstockes in der Regel bedeutend gefördert, während an der Unterseite derselben der Zuwachs ein sehr kleiner zu sein pflegt. Man darf wohl annehmen, dass der Druck der die Wurzel umgebenden Erdschichten hemmend auf die cambiale Thätigkeit derselben gewirkt hat. Wo am Wurzelanlauf des unteren Stammendes die vorspringenden Ausbauchungen gegenseitig einen

Digitized by Google

Druck aufeinander ausüben, hört jeder Zuwachs nothwendigerweise auf. Dasselbe tritt ein, wenn etwa Wurzeln sich in Felsritzen entwickelt haben und die gewaltige, von der Turgescenz der Zellen herrührende Sprengkraft derselben nicht im Stande ist, den Spalt zu erweitern.

Mechanischer Druck ruft aber nicht allein solche physikalisch leicht erklärlichen Wachsthumserscheinungen, sondern auch oft genug Reizwirkungen hervor, die ausser Verhältniss stehen mit der Intensität und Art des zur Wirkung gelangten Druckes. Der auf ein Pflanzengewebe ausgeübte Druck hat eine Reihe von Vegetationserscheinungen im Innern der Pflanze zur Folge, die schliesslich zu einem ganz andern Resultate führen, als nach der Ursache zu erwarten stand. Wir nennen die mancherlei Bewegungserscheinungen der Pflanzen, welche durch Berührung oder Erschütterung hervorgerufen werden, Reizbewegungen.

Als Contactreize bezeichnet man solche Bewegungen, welche durch einen längere Zeit andauernden Druck oder durch Reibung an einem fremden Gegenstande hervorgerufen werden. Am bekanntesten sind die eigenthümlichen Krümmungen und Bewegungen der Ranken. An der Stelle, wo eine Ranke einen fremden Körper berührt, findet durch verlangsamtes Wachsthum der Berührungsstelle eine Concavkrümmung statt, die wieder neue Theile der Ranke mit dem festen Gegenstande in Berührung bringt. So pflanzt sich der Reiz und die Krümmung nach beiden Seiten der Ranke fort, die sich dann oft in vielfachen korkzieherartigen Drehungen um die Stütze anklammert.

Wird eine Bewegung durch einen momentanen Stoss, durch eine Erschütterung der Pflanze herbeigeführt, so nennt man sie Stossreize. Am auffälligsten treten diese Reizbewegungen bei solchen Pflanzen zum Vorschein, welche auch Schlafbewegungen und Gelenkpolster an den Blättern besitzen. Sehr bekannt sind auch die Reizbewegungen der Staubfäden z. B. der Berberitze. Wir wissen nur, dass bei allen diesen Bewegungserscheinungen durch den Stoss die Turgescenz der berührten Gewebstheile bedeutend vermindert wird, indem ein Theil des Wassers aus den Zellen in die Intercellularkanäle oder auch in die Gefässbündel übertritt, in denen es zu anderen Pflanzentheilen fortgeführt wird und dadurch eine Fortleitung der Reizbewegung herbeiführt. Das

Digitized by Google

erschlaffte Gewebe zieht sich zusammen und die stärkere turgescirende Hälfte des Gelenkes kann in Folge dessen eine convexe Krümmung ausführen. Eine befriedigende Erklärung für die Thatsache, dass das Wasser in Folge der Erschütterung plötzlich aus der turgescirenden Zelle austritt, haben wir zur Zeit noch nicht.

§ 30. Einwirkungen der Electricität auf das Pflanzenleben.

Sehr wenig wissen wir über die Wirksamkeit der Electricität auf das Pflanzenleben. Wir können nur mit Sicherheit annehmen, dass bei den Ernährungs- und Wachsthumsprocessen der Pflanzen electrische Erregungen auftreten, dass ferner durch die beständig wechselnden electrischen Spannungsdifferenzen zwischen Atmosphäre und Erdboden Ausgleichungen durch den Pflanzenkörper selbst stattfinden. Wie wir uns aber noch keine befriedigende Erklärung für die so verschiedenartigen Einwirkungen des Blitzes auf das Pflanzenleben verschaffen konnten, so wissen wir noch viel weniger etwas von der Wirkung sehr schwacher constanter Ströme oder Inductionsschläge auf das Zellenleben. Wir wissen nur, dass stärkere electrische Einwirkungen das Zellen- und Pflanzenleben stören oder gar tödten.

B. Ernährung der Pflanzen.

§ 31. Die Athmung der Pflanzen.

Beim Assimilationsprocesse entsteht organische Substanz durch Abspaltung des Sauerstoffes aus der Kohlensäure, und während dieser Process stattfindet, athmet die Pflanze Kohlensäure ein, um den Verlust, der mit der Zerlegung derselben im Zellinnern verknüpft ist, auf osmotischem Wege auszugleichen; sie athmet Sauerstoff aus, wenn dieser sich im Ueberschusse in den Zellen und Intercellularräumen angesammelt hat.

Dieser Process wird missbräuchlich auch wohl als Athmung bezeichnet, steht aber dem eigentlichen Athmungsprocesse, dem alle lebenden Pflanzen und Thiere unterworfen sind, gerade entgegen. Dieser ist ein Oxydationsvorgang, bei dem sich Sauerstoff mit einem Theil der Kohlenstoffverbindungen zu Kohlensäure und Wasser vereinigt. Insoweit der Sauerstoff nicht aus der Substanz selbst

Digitized by Google

entstammt, wie das bei der intramolecularen Athmung der Fall ist, wird derselbe von aussen durch die Spaltöffnungen, Lenticellen u. s. w. aufgenommen und die Verbrennungsproducte, insbesondere die Kohlensäure werden ausgeathmet.

Alle lebenden, d. h. Protoplasma führenden Zellen athmen wenigstens dann, wenn genügende Wärme auf sie einwirkt; fehlt dieselbe, wie im Winter, so tritt absoluter Ruhezustand ein, steigert sich die Temperatur, so nimmt auch der Athmungsprocess an Lebhaftigkeit zu, bis er mit Erreichung einer Temperatur, welche das Protoplasma zerstört, wenigstens als solcher aufhört. Mit der Verbrennung organischer Substanz wird naturgemäss lebendige Kraft erzeugt, die bei den Lebensprocessen des Organismus eine bedeutungsvolle Rolle spielt. Wir haben S. 154 dargelegt, wesshalb im Pflanzenkörper die Processe der Athmung und des Stoffwechsels, sowie die Erzeugung von Eigenwärme weitaus weniger lebhafte sind, als beim höher entwickelten Thiere und wollen hier nur noch darauf hinweisen, dass in selteneren Fällen die frei werdenden Kräfte auch als Lichtstrahlen in Erscheinung treten bei der Phosphorescenz. Dieselbe ist wenigen Pilzarten eigenthümlich, nämlich einigen Spaltpilzen und einigen Agaricus-Arten. Unter letzteren ist Agaricus melleus der am meisten bekannte Erzeuger des leuchtenden Holzes. Bäume, die von diesem Pilz getödtet wurden oder deren Holz saprophytisch von den Mycelfäden desselben durchwuchert ist, leuchten besonders bei einer Temperatur von 8—10° C. Werden leuchtende Holzstücke nur kurze Zeit getrocknet, so dass die Pilzfäden absterben, oder tödtet man das Mycel durch Kochen, so hört das Phosphoresciren auf.

Mit der Athmung ist ein Substanzverlust für die Pflanze verbunden, der zur Erschöpfung derselben führen muss, wenn nicht gleichzeitig durch Assimilation neue organische Substanz erzeugt wird.

Die Athmung erfolgt zwar in der Regel unter Zufuhr von Sauerstoff, der mit einem Theile der organischen Substanz verbrennt; daneben findet aber in der lebenden Substanz auch eine intramolecularе Athmung statt, indem sich die Atome der stickstofffreien organischen Verbindungen, die allein der Athmung unterliegen, direct unter einander verbinden, und zwar entsteht bei dieser Zerlegung nicht allein Kohlensäure, sondern es treten auch andere

Digitized by Google

Producte, so insbesondere Alkohol dabei auf, die allerdings bei der gewöhnlichen Sauerstoffathmung durch Aufnahme von Sauerstoff immer wieder umgewandelt werden dürften. Wird eine Pflanze in sauerstofffreier Luft erzogen, so dauert die intramoleculare Athmung immer noch einige Zeit fort.

Der bei der Athmung in die Pflanze eintretende Sauerstoff wird übrigens keineswegs immer sofort zur Kohlensäureerzeugung verwendet und in dieser Verbindung wieder ausgeschieden, vielmehr wird derselbe auch bei den mannigfachen Processen des Stoffwechsels, so z. B. bei der Umwandlung der fetten Oele zu Kohlenhydraten, zur Umwandlung dieser in sauerstoffreiche Säuren im Innern der Zelle verwendet. Bei der Keimung der Sämereien und bei der Entwicklung der Knospen zu Trieben entstehen solche Säuren und wird durch sie die Turgescenz der Zellgewebe, die das Wachsthum derselben so sehr bedingt, in hohem Grade gesteigert.

Alle lebenden und lebensthätigen Pflanzen athmen, und zwar sowohl die chlorophylllosen als chlorophyllhaltigen Pflanzen und Pflanzentheile. In den chlorophyllfreien Pflanzentheilen hat der Process zur Folge, dass an Stelle des von aussen durch die Spaltöffnungen und Lenticellen eindringenden Sauerstoffes Kohlensäure ausgeathmet wird. Die Einathmung von Sauerstoff und Ausscheidung von Kohlensäure erfolgt an solchen Pflanzentheilen bei Tag und bei Nacht.

An grüngefärbten Pflanzentheilen dagegen lässt sich diese Athmung nur im Dunklen deutlich erkennen, weil ja im Lichte, d. h. also in der Regel bei Tage die Assimilation sofort die frei werdende Kohlensäure wieder verbraucht und der bei der Athmung benöthigte Sauerstoff nicht erst von aussen einzudringen braucht, sondern reichlicher, als benöthigt ist, durch die Assimilation frei gemacht wird. Am Tage sieht man desshalb den meist viel energischer wirksamen Assimilationsprocess den Athmungsprocess verhüllen.

Auch die Wurzeln nehmen selbstverständlich Sauerstoff aus dem Boden auf, und zwar geschieht dies auf zweifache Weise. Die auch dem Hautgewebe der Wurzeln eigenthümlichen Korkwarzen führen den Sauerstoff dem Rindengewebe zu und versorgt der eindringende Sauerstoff wahrscheinlich auch vorwiegend den Cambiummantel. Enthält ein Boden sehr wenig Sauerstoff, so er-

Digitized by Google

sticken die Wurzeln, und habe ich auf die dadurch herbeigeführten pathologischen Processe, die ich im Gegensatz zu anderen Erkrankungen der Wurzel als Wurzelfäule bezeichnet habe, in meinem Lehrbuche der Baumkrankheiten und in den Zersetzungserscheinungen hingewiesen. Der wohlthätige Einfluss einer Durchlüftung des Bodens ist gewiss theilweise auf die Steigerung der Athmungsprocesse zurückzuführen. Directe Sauerstoffaufnahme ermöglicht auch die Lebensthätigkeit der Wurzelzelle und insbesondere der Wurzelhaare, deren bei der Athmung erzeugte Kohlensäure eine so hohe Bedeutung für die Processe der Nährstoffaufschliessung besitzt.

Von grosser Bedeutung für die Athmung der parenchymatischen Zellen des Holzkörpers ist die Aufnahme der im Bodenwasser gelösten atmosphärischen Luft. Bei manchen Bäumen ist die Holzluft im leitenden Splintkörper wahrscheinlich immer in einem verdünnten Zustande, bei anderen wenigstens zur Zeit der lebhafteren Transpiration. Wie in der verdünnten Luft der Recipient der Luftpumpe aus dem Wasser die aufgelöste Luft in Gasform ausscheidet, so findet auch in den Leitungsorganen des Holzkörpers eine Luftausscheidung statt, und zwar in demselben Maasse, als die Luft in ihnen verdünnt ist. Da in den Wurzeln und den unteren Baumtheilen die Luft eine grössere Dichtigkeit zeigt, als in den oberen Baumtheilen, so ist es erklärlich, dass das aufsteigende Wasser im unteren Baumtheile nur einen Theil seiner Luft abgiebt, oder auch dann, wenn hier die Luft schon die Dichtigkeit der Atmosphäre zeigt, überhaupt keine Luft abgiebt, bei Ueberdruck sogar noch Luft in sich aufnimmt und nach oben transportirt. Mit zunehmender Verdünnung der Holzluft scheidet dann ein Theil der Luft nach dem anderen aus, so dass auch die höher gelegenen Organe des leitenden Holzkörpers mit Luft versorgt werden. So kommt es, dass an Stelle des Wassers mit zunehmendem Alter der Holzschicht immer mehr Luft tritt, und es darf der Gedanke ausgesprochen werden, dass die Kernholzbildung im Wesentlichen auf den Einfluss der Luftzunahme im Baume bei höherem Alter der Holzschichten zurückzuführen sei. Solche Bäume, deren Kernholz gar kein liquides Wasser mehr führt, wie z. B. Fichte, Kiefer, Lärche u. s. w., enthalten im Innern der Tracheiden des Kernes nur Luft, und zwar, wie es scheint, von nahezu atmosphärischer

Digitized by Google

Dichtigkeit. Je weiter nach aussen, um so geringer ist auch der Luftgehalt in den Splintschichten. So liegt in der Luftausscheidung der Grund für das Erlöschen der Saftleitungsfähigkeit. Die dunklere Färbung des Kernholzes vieler Bäume beruht auf Oxydation des Gerbstoffs, die doch auch nur von lebhafterer Einwirkung des Sauerstoffes der Binnenluft herstammen kann, und die Thyllenbildung in den Gefässen der Laubholzbäume sowie die Gummibildung darf endlich auch als die Folge lebhafterer Sauerstoffeinwirkung betrachtet werden, durch welche die Lebensprocesse in den Parenchymzellen, die nahe an die Gefässe angrenzen, lebhaft angeregt werden. Die Processe der Reservestoffablagerung und -auflösung in den Parenchymzellen des Holzes erfordern Sauerstoff und produciren Kohlensäure, und damit hängt grosser Kohlensäuregehalt und Armuth an Sauerstoff in der Holzluft zusammen.

Man kann mit Sicherheit berechnen, wie gross der Luftraum in jedem Holztheile eines Baumes ist, indem man nur nöthig hat, das Volumen der organischen Substanz und des Wassers vom ganzen Volumen abzuziehen. Daraus erfährt man aber noch nicht das Luftquantum, da ja die Luft in der Regel mehr oder weniger stark verdünnt und nur zu Zeiten, wo die Bäume bluten, dichter ist, als die Aussenluft. Birken von 35jährigem Alter und etwa 12 m Höhe zeigten folgenden Luftraum, wenn man den von gesättigter organischer Substanz nicht eingenommenen Raum (die Gesammtheit aller Zelllumina) im Holze gleich 100 annimmt.

Zeit	Baumhöhe		
	1,3 m	5,7 m	10,1 m
24. März	33	32	25
7. Mai	37	37	15
2. Juli	55	44	33
26. August	67	53	49
22. September	68	56	53
8. October	69	57	60
28. December	54	61	71
16. Februar	56	57	59.

Diese Zahlen zeigen, dass zur Zeit, wo der Baum am wasserreichsten ist und fast nichts verdunstet, d. h. vor und bei Laubausbruch vom 24. März bis 7. Mai der Luftraum am kleinsten ist

Digitized by Google

und in der Krone das geringste Volumen einnimmt. Er beträgt bei 1,3 m Ende März nur 33% der Zelllumina. Anfang Mai ist er schon wieder auf 37% gestiegen. Im October hat er über das Doppelte, nämlich 69%, erreicht. Die Luft zeigt dann also hier nur die halbe Dichtigkeit der Aussenluft. In der Baumkrone erreicht am 7. Mai der Luftraum die geringste Grösse mit 15% der Zelllumina. Am 28. December ist derselbe auf 71% gestiegen. Die Luft hat sich also um nahezu das Fünffache ausdehnen können. Aus diesem Beispiele erhellt, dass auch das in den unteren Baumtheilen bei halber Atmosphärendichte schon eines Theiles der gelösten Luft beraubte Wasser in der Baumkrone immer noch Luft abgeben wird. Die Zahlen ergeben aber auch, dass bei der Birke das Luftquantum in den unteren Baumtheilen etwa doppelt so gross ist, als in den oberen. Es unterliegt übrigens keinem Zweifel, dass durch die Spaltöffnungen und Korkwarzen, die mit den Intercellularräumen der Rinde und des Blattparenchyms in Verbindung stehen, eine Durchlüftung des Pflanzeninnern stattfindet, die sich durch die Intercellularkanäle der Markstrahlen auch in den Holzkörper fortzusetzen vermag. Dass diese aber einen ausgiebigen und schnell wirkenden Einfluss auf den Luftgehalt der geschlossenen Leitungsorgane und der Gefässe ausüben sollte, ist nicht anzunehmen, da die imbibirten Zellwandungen ja Luft nur äusserst langsam in gelöstem Zustande durch sich hindurchlassen.

§ 32. Die Wasserverdunstung.

Unter normalen Verhältnissen kommt bei den Verdunstungsprocessen der Pflanzen der unterirdische Theil derselben nicht in Frage, weil man annehmen darf, dass derselbe jederzeit von einer mit Feuchtigkeit gesättigten Luft umgeben ist. Nur bei Entblössung der Wurzeln, wie solche vielfach mit dem Verpflanzen verbunden ist, kommen dieselben in mehr oder weniger trockene Luft und erweisen sich als sehr wenig geschützt gegen Vertrocknen. Nicht allein die jüngsten, sondern auch schon ältere Wurzeln vertrocknen, zumal, wenn sie dem Luftzuge ausgesetzt sind, sehr leicht, da ihre Hautgewebe auch dann, wenn sich schon ein innerer Korkring gebildet hat, doch weit leichter Feuchtigkeit passiren lassen, als oberirdische Hautgewebe. Desshalb ist es so nothwen-

Digitized by Google

dig, beim Verpflanzen die Wurzeln gegen das Vertrocknen zu schützen. Bei kleineren Pflanzen ist das möglich, indem man sofort die Wurzeln in feuchtes Moos verpackt oder in Erde einschlägt, bei grösseren Pflanzen ist das schon schwieriger, und sollte man desshalb niemals bei trockenem Wetter und starkem Winde Pflanzen ausheben oder verpflanzen. Am besten schützt man sich natürlich durch Ballenpflanzung. Diese ist aber besonders bei leichterem Boden nicht gut ausführbar, wenn die Erde nicht zusammenhält. Bei grösseren Bäumen muss man desshalb mit Frostballen pflanzen.

Die Verdunstung der oberirdischen Pflanze ist an allen älteren Axentheilen durch die Hautgewebe auf ein Geringes beschränkt.

Bäume mit stärkerer Borke verdunsten offenbar nur minimale Wassermengen durch die Lenticellen in den Borkerissen. Solche Bäume und Baumtheile, welche nur von einer Korkhaut bekleidet sind, transpiriren dagegen in stärkerem Grade. Ob die Verdunstung ausschliesslich durch die Korkwarzen erfolgt, oder ob auch Wasser durch zartere Korkhäute zu dringen vermag, ist schwer festzustellen, doch wissen wir, dass auch cuticularisirte Epidermis geringe Wassermengen durchlässt.

Bekannt ist, einen wie ausgiebigen Schutz die zarte Korkhaut der Kartoffelknolle, des Apfels u. s. w. gegen Verdunsten und Vertrocknen gewährt. Kartoffeln, welche länger als ein Jahr in einem Wohnzimmer, welches bei Kälte regelmässig geheizt wurde, lagerten, waren zwar stark zusammengeschrumpft, aber noch nicht völlig ausgetrocknet.

Junge Zweige der verschiedenen Waldbäume verdunsten viel Wasser, und 6jährige Buchen, welche in Blumentöpfe gepflanzt, während des Winters im Freien standen, waren im Frühjahr vertrocknet, weil sie den Verdunstungsverlust aus der gefrorenen Erde nicht zu ersetzen vermochten. Bäume mit feiner Korkhaut, wie z. B. Pinus Strobus oder im dichten Bestandesschluss erwachsene Rothbuchen sind gegen trockene Luft sehr empfindlich und ihre Rinde vertrocknet oft bei directer Insolation.

Eine ausgiebigere Verdunstung ist im Allgemeinen auf die Blattflächen beschränkt, die in ihren zahlreichen Spaltöffnungen Apparate zur Regulirung des Transpirationsprocesses besitzen. Die Blattverdunstung ist eine zweifach verschiedene. Einmal transpiriren die Oberhautzellen direct, und zwar um so mehr, je dünn-

Digitized by Google

wandiger und je weniger sie nach aussen verkorkt sind. Da in der Regel die Oberhautzellen der Blattunterseite zarthäutiger und weniger verkorkt sind, so verdunstet schon desshalb das Blatt auf der Unterseite mehr, als auf der Oberseite.

Die zweite Art der Verdunstung kann als eine innere bezeichnet werden, insofern die Umwandlung des tropfbaren in den gasförmigen Zustand in den Intercellularräumen erfolgt. Von diesen aus gelangt der Wasserdampfgehalt der Binnenluft durch Athemhöhle und Spaltöffnung in die Aussenluft. Wir wissen nun, dass bei vielen Pflanzen sich die Spaltöffnungen des Nachts grösstentheils schliessen, und damit steht dann auch naturgemäss eine Abnahme der Verdunstung in Zusammenhang. Offenbar ist das eine zweckmässige Einrichtung insofern, als mit dem Aufhören der Wasserverdunstung auch die Zufuhr von Nährstoffen einigermassen verlangsamt wird. Die Nahrungsstoffzufuhr wird dadurch mehr auf die Zeiten verlegt, in denen unter dem Einflusse der Beleuchtung die Assimilation in den Zellen stattfindet.

Indem ich bezüglich der Mechanik des Oeffnens und Schliessens der Spaltöffnungen auf das Seite 61 Gesagte verweise, soll hier nur noch darauf hingewiesen werden, dass naturgemäss mit intensiverer Beleuchtung auch eine grössere Erwärmung der Blattzellgewebe verknüpft ist, und dass dadurch die Dampfbildung in demselben gesteigert, die Ausstossung des Wasserdampfes beschleunigt werden muss. Sinkt während der Nacht die Temperatur, so mindert sich auch die Dampfbildung, die auf ein Minimum herabsinken muss, da nach dem Schliessen der Spaltöffnungen die Intercellularräume sich mit Wasserdampf sofort sättigen werden.

Die Schnelligkeit der Verdunstung hängt von den verschiedenartigsten Verhältnissen ab, die theilweise in der Natur der Pflanze selbst, theils in äusseren Umständen begründet sind.

Von der Natur der Pflanze hängt sie insofern ab, als die innere und äussere Organisation derselben nach Pflanzenart verschieden ist, und es Pflanzen giebt, die viel, andere dagegen, die sehr wenig Wasser verdunsten. Wir haben schon gesehen, dass insbesondere Wasserpflanzen ihre Oberflächenentwicklung auf ein Minimum beschränken, dass, abgesehen von der Grösse der transpirirenden Oberfläche die Beschaffenheit der Oberhaut, die Zahl der Spaltöffnungen u. s. w. maassgebend für die Verdunstungsgrösse ist.

Digitized by Google

Auch nahe verwandte Pflanzenarten verhalten sich sehr verschieden, und verdunstet z. B. die Schwarzkiefer weit langsamer als die gemeine Kiefer, wodurch sie für flachgründige, trockene Kalkfelsen allein geeignet erscheint. Es ist natürlich, dass auch mit dem Alter und der Entwickelung der Pflanze die Transpiration sich ändert, einmal in dem Sinne, dass gleich grosse Blattflächen wahrscheinlich an älteren Bäumen weniger verdunsten, als an jungen Pflanzen, weil die Lebhaftigkeit der Wasserzufuhr mit der Höhe des Baumes abnimmt und von dem Ersatze des verdunsteten Wassers die Grösse der Transpiration beeinflusst wird; dann aber auch insofern, als die jungen Blätter im Frühling und Vorsommer mehr Wasser durch die noch wenig verkorkte Oberhaut hindurchlassen, als im Nachsommer und im Herbst.

Weit einflussreicher sind die äusseren Verhältnisse auf die Transpirationsprocesse. Das Licht übt einen fördernden Einfluss, indem die Spaltöffnungen im Lichte sich öffnen und somit den Wasserdunst austreten lassen. Dies ist auf den Chlorophyllgehalt der Schliesszellen zurückzuführen, wie früher gezeigt wurde. Es ist aber auch festgestellt, dass die cuticuläre Transpiration im Lichte eine lebhaftere ist, als im Dunkel.

Die gesteigerte Wärme übt an sich keinen sehr fördernden Einfluss auf die Verdunstung aus, wohl aber dann, wenn mit der höheren Temperatur die relative Luftfeuchtigkeit abnimmt. Den wichtigsten Einfluss übt die Feuchtigkeit der umgebenden Luft aus. In Feuchträumen wird sie auf ein Minimum reducirt und tritt das Wasser, welches in der Pflanze durch osmotische Kräfte emporgehoben wird, in feuchter Luft oft in Form von Tropfen hervor. In der feuchten Luft der Warmhäuser verdunsten die Pflanzen wenig, werden sie in trocknere Wohnräume gebracht, so steigert sich die Verdunstung bis zu dem Grade, dass die Pflanzen vertrocknen.

Durch Begiessen mit lauwarmem Wasser kann man die Wasseraufnahme der Wurzeln steigern und dadurch die Pflanzen einigermassen vor dem Vertrocknen schützen.

Der Gärtner verhindert die Verdunstung wurzelloser Stecklinge dadurch, dass er dieselben in Glashäuser, in Mistbeete oder in Glaskästen bringt, in welchen die Luft stets mit Feuchtigkeit gesättigt ist. Der Forstmann verhindert die Verdunstung dadurch,

Digitized by Google

dass er die Stecklinge so tief in den Boden steckt, dass nur die oberste Knospe auszutreiben vermag, während sich an dem Steckling ein neues Wurzelsystem bildet.

Wenn Pflanzen anfangen zu welken, so kann man dies schon dadurch beseitigen, dass man sie mit einer Brause begiesst. Dadurch wird, ohne dass Wasser an die Wurzeln gelangt, doch die Verdunstung aufgehoben oder vermindert, da nicht allein die Pflanzen selbst befeuchtet, sondern auch in eine feuchte Luftschicht eingehüllt werden. Gleiches tritt nach einem leichten Gewitterregen ein, der die Luft mit Feuchtigkeit sättigt. Ein directes Benetzen der Blattfläche wirkt in zweifacher Weise, einmal durch Hemmung der Transpiration, indem das Wasser die umgebende Luftschicht erfüllt, sodann dadurch, dass das Wasser direct aufgenommen wird. Leichter Regen, aber auch Thauniederschläge wirken höchst wohlthätig. Selbst im Winter nehmen die Zweige und Nadeln Wasser direct in sich auf.

Von grossem Einfluss ist auch die Schnelligkeit des Luftwechsels, d. h. die Windstärke. Bei ruhiger Luft umgiebt sich die Pflanze mit dem ausgeschiedenen Wasserdampf und wird dadurch die Luft in der Umgebung relativ feucht. Bei stärkerem, zumal trocknem Winde wird der Wasserdampf immer sofort wieder fortgeführt und durch trockne Luft ersetzt. Daher kommt die austörrende Wirkung des Ostwindes.

Es ist auch festgestellt, dass eine Erschütterung der Pflanze momentan die Verdunstung steigert, doch ist wenigstens in vielen Fällen die Verdunstung nach Wiedereintritt der Ruhe eine geringere als zuvor. In anderen Fällen nehmen sie auch die normale Grösse wieder an. Wahrscheinlich wird bei der Erschütterung die mit Wasserdampf gesättigte Luft aus den bei der Biegung der Pflanzentheile zusammengedrückten Intercellularräumen hinausgepresst, die dann durch wiedereinströmende Aussenluft alsbald ersetzt werden muss. Da diese erst wieder einiger Zeit bedarf, um im Innern sich mit Wasserdampf reichlicher zu versehen, so erklärt es sich, dass unmittelbar nach der Rückkehr des Ruhezustandes die Verdunstung etwas geringer ist, als vor der Erschütterung.

Endlich wirkt auf die Verdunstungsgrösse auch der Wassergehalt und die Temperatur des Bodens ein, insofern die

Digitized by Google

Schnelligkeit der Wasseraufnahme hiervon bedingt ist. Bei reichlicher Wasserzufuhr zu den verdunstenden Blättern werden die Blattzellen immer mit Wasser versorgt sein und werden die Schliesszellen im turgescirenden Zustande erhalten.

Bei Wassermangel schliessen sich die Spaltöffnungen und verhindern dadurch eine stärkere Transpiration.

Auf trocknerem Boden verdunsten die Pflanzen desshalb weniger als auf frischem Boden, weil sie wenigstens einen Theil ihrer Spaltöffnungen geschlossen halten.

Experimentell ist festgestellt, dass ein belaubter Zweig, welcher einem schon längere Zeit zuvor geringelten Stamm angehörte, sehr wenig verdunstete im Vergleich zu einem gleichartigen Zweige eines nicht geringelten Stammes. Dies lässt sich doch nur ableiten aus dem Umstande, dass der entblösste Holzkörper an der Ringelstelle nur wenig Wasser hindurchliess und desshalb die Spaltöffnungen der Blätter sich nicht oder nicht in demselben Maasse vollständig öffneten, als am normalen Baume.

Was nun die Grösse der Verdunstung betrifft, so geht aus dem Gesagten hervor, dass die mannigfachen inneren und äusseren Verhältnisse, welche dieselbe beeinflussen, eine Ermittelung derselben einerseits erschweren, andererseits es unmöglich machen, allgemein gültige Durchschnittsgrössen für dieselbe aufzustellen.

Man kann wohl von einem bestimmten Individuum ermitteln, wie viel Wasser dasselbe unter bestimmten Verhältnissen verdunstet, kann auch für dasselbe die Minimal- und Maximalgrössen auffinden, nicht aber den Durchschnitt, wie solche aus den stets wechselnden Verhältnissen in der Natur resultiren.

Man hat also z. B. gefunden, dass sehr kräftige Kürbispflanzen, Tabakspflanzen, Sonnenrosen an einem warmen Julitage 800 bis 1000 cbcm Wasser verdunsten, dass eine 60jähr. Rothbuche täglich mindestens verdunstet im Winter $^1/_2$ Liter, bei Laubausbruch 4 Liter, bei halber Belaubung 9 Liter und bei voller Belaubung 18 Liter Wasser, aber auch diese Zahlen haben doch nur einen beschränkten Werth und berechtigen noch nicht zu Schlussfolgerungen auf die Verdunstungsgrösse eines geschlossenen Waldbestandes, eines Tabaksfeldes u. s. w., da ja die stets wechselnde Feuchtigkeit und Bewegung der Aussenluft einen Einfluss auf die Verdunstung ausüben, der im Durchschnittseffect nicht zu ermitteln ist. Leider

Digitized by Google

kann desshalb all den Angaben über die Verdunstungsgrösse der Pflanzendecke, sei es welcher Art diese ist, nur ein sehr beschränkter Werth zugeschrieben werden.

§ 33. Die Wasseraufnahme und die Wasserbewegung in der Pflanze.

Alles bei der Transpiration benöthigte Wasser sowie der Theil des Wassers, welcher bei der Assimilation zersetzt, der ferner als Lösungs- und Imbibitionswasser bei den Processen der Ernährung und des Wachsthums benöthigt wird, muss von der Pflanze aufgenommen werden. Dies geschieht nur in beschränktem Maasse durch die Sprossaxen und Blätter. Nur die submersen Pflanzen, sowie die unterirdischen Rhizome der Landpflanzen nehmen auch durch die Sprosse Wasser in grösseren Mengen auf, doch ist hervorzuheben, dass bei den Wasserpflanzen ja die Transpiration wegfällt und somit nur die geringen bei der Ernährung und dem Wachsthum benöthigten Wassermengen in die Pflanzen einzudringen brauchen.

Zweifellos nehmen die Landpflanzen Wasser durch die Oberfläche der Blätter und Triebe nur in geringer Menge auf und zwar in der Regel nur dann, wenn dies in liquider Form sich ihnen darbietet. Wir wissen aber auch, dass manche Pflanzen befähigt sind, auf hygroskopischem Wege sich aus der Luft mit Wasser zu versorgen und braucht nur auf die niederen Pflanzen, Pilze, Algen, Moose u. s. w, sowie auf die Luftwurzeln der baumbewohnenden Orchideen hingewiesen zu werden.

Dass die Blätter im Stande sind, im nassen Zustande Wasser aufzunehmen, ist ausser Zweifel und erklärt den wohlthätigen Einfluss feiner Regen und Thauniederschläge auf dieselben. Allerdings beruht derselbe gleichzeitig auch auf der Hemmung der Verdunstung, wodurch das Gleichgewicht zwischen der Wasserzufuhr aus den Wurzeln und dem Transpirationsverluste wieder hergestellt wird, doch findet auch directe Wasseraufsaugung des die Blätter benetzenden Wassers statt.

Selbst die blattlosen Zweige der Laubholzbäume im Winter nehmen direct erhebliche Mengen von Wasser auf, wenn sie durch Regen benetzt werden. Die nachtheiligen Folgen sehr lange anhalten-

Digitized by Google

der trockener Kälte, insbesondere auf die Nadelholzbäume beruht wenigstens zum Theil auf dem Verdunstungsverluste der Nadeln bei Mangel der Wasserzufuhr aus dem gefrorenen Holzkörper. Es ist leicht einzusehen, dass Blätter, welche eine cuticuläre Verdunstung zeigen, nothwendigerweise auch befähigt sein müssen, liquides Wasser durch die Epidermis aufzusaugen. An den Zweigen dürfte sich die Wasseraufnahme vorherrschend auf die Korkwarzen beschränken. Die Grösse des auf diesem Wege in die Pflanze eindringenden Wassers ist aber gering gegenüber den Wassermengen, welche von den Wurzeln aufgenommen und im Innern der Pflanze zu der transpirirenden Oberfläche hingeführt werden. Bevor wir zu der Besprechung der Frage übergehen, welche Kräfte es seien, welche das Wasser von den Wurzeln zum Gipfel des höchsten Baumes emporzuleiten befähigt sind, wollen wir den Weg verfolgen, den das Wasser von der Wurzelzelle bis zu den Blättern verfolgt.

Von den lebenden Zellen der Wurzeloberfläche, seien es Haare oder andere Epidermiszellen, oder Rindezellen älterer Wurzeln, dringt das Wasser von Zelle zu Zelle bis zu den Leitungsorganen im Holztheile der Gefässbündel. In den jüngsten Wurzeln sind dies bekanntlich stets Ring-, Spiral- oder Treppengefässe, d. h. solche langgestreckte Organe, deren Wandung zum weitaus überwiegenden Theil äusserst zarthäutig ist und nur in den Ringen, Spiralen u. s. w. eine mechanische Einrichtung besitzen, durch welche die zarte Zellhaut im ausgespannten Zustande erhalten bleibt. Letztere vermag aus den Wandungen der angrenzenden Wurzelparenchymzellen, aus denen sie das Wasser zunächst empfangen und mit denen sie verwachsen ist, in ausgiebigster Weise das Wasser aufzunehmen und würden offenbar dickwandige Organe mit wenigen Tipfeln den Parenchymzellen ihr Wasser mit weit geringerer Leichtigkeit zu entziehen im Stande sein. In diesen Gefässen steigt das Wasser und zwar nicht in der Wandung, sondern im Lumen derselben aufwärts, tritt dann auch seitlich in die erst bei höherem Alter der Wurzel entstandenen leitenden Organe des primären und secundären Holzkörpers über und dieser Uebergang wird leicht vermittelt durch die zahlreichen Hoftipfel, welche den wasserleitenden Organen des Holzkörpers eigenthümlich sind. Mögen nun die Organe des secundären Holzes nur aus Tracheiden oder

Digitized by Google

auch aus Gefässen bestehen, wie das bei den Laubhölzern der Fall ist, so bilden die Gefässe und Tracheiden des jüngsten Jahrringes doch immer gleichsam die unmittelbare Fortsetzung der Leitungsorgane, welche das Wasser in der Wurzelspitze zunächst erhalten. Könnte das Wasser aus dem jüngsten Holze nicht nach innen gelangen, dann würde auch nur der letzte Ring Wasser zu leiten vermögen. Da bei den Laubhölzern die Blattspurstränge die Fortsetzung der Organe des letzten Jahrringes bilden, so kann das Wasser auch aus dem letzten Ringe direct in die Blätter gelangen. In der Robinie haben wir eine Holzart, bei welcher in der That die Leitung fast ausschliesslich im letzten Ringe erfolgt.

Bei den meisten Holzarten betheiligen sich aber auch die Organe älterer Holzringe an der Wasserleitung, indem jedenfalls schon in der Wurzel, wahrscheinlich aber zum Theil auch weiter aufwärts im Baume Wasser aus dem jüngsten Ringe in die älteren Holzschichten übertritt. Man braucht ja nur daran zu denken, dass gerade die Ring- und Spiralgefässe das Wasser zunächst aufnehmen und es davon abhängt, ob sie dasselbe schon in dem letztjährigen Wurzeltriebe an die weiter nach aussen gelegenen Tracheiden und Gefässe abgeben, oder weiter hinaufleiten, um es dem Holze der vorletzten, drittletzten u. s. w. Wurzeltriebe zuzuführen. Man darf im Allgemeinen wohl behaupten, dass der jüngste Ring auch am meisten bei der Leitung des Wassers betheiligt ist, dass die Leitung je weiter nach innen, um so mehr sich verlangsamt, bis sie schliesslich ganz aufhört. Ob hierbei nun 5, 10 oder 20 Ringe in Frage kommen, lässt sich zur Zeit nicht sagen, da dies nach Holzart und Baumalter ganz verschieden sein dürfte. Nach innen nimmt der Wassergehalt der meisten Bäume mehr oder weniger schnell ab, der Luftgehalt dagegen zu. Im Splinte wechselt er nach der Jahreszeit, im Kernholze dagegen fehlt entweder das liquide Wasser ganz und gar oder es bildet dasselbe eine constante Grösse z. B. bei der Eiche. Das Kernholz betheiligt sich nicht an der Wasserleitung und Bewegung und zwar auch dann nicht, wenn es ebenso gefärbt ist als das Splintholz, wie z. B. bei der Fichte und Tanne. Das Splintholz dagegen dient der Wasserleitung in verschiedenem Grade. Unter normalen Verhältnissen findet die Wanderung des Wassers aufwärts nur in den jüngeren Jahresringen statt, während die

Digitized by Google

älteren, inneren Holzschichten des Splintes gleichsam ein Reservoir bilden, welches zu Zeiten der Noth, d. h. ungenügender Zufuhr aus den Wurzeln, Wasser an die äusseren Splintschichten abgiebt oder auch vielleicht direct nach oben leitet, wogegen es in Zeiten reichlicher Wasserzufuhr bei geringer Transpiration sich wieder mit Wasservorräthen versieht. Ich habe dies aus dem Umstande geschlossen, dass z. B. bei der Birke in Zeiten lebhaftester Transpiration und nicht genügender Wasserzufuhr die jüngsten Splintlagen sehr wasserarm werden und auch die inneren Splintschichten eine geringe Abnahme des Wasservorraths erkennen lassen, ohne aber bis zu der Wasserarmuth der jüngeren Splintlagen herabzusinken, wogegen bei gehemmter Transpiration und lebhafter Wasserzufuhr der jüngste Splint sehr schnell sich mit Wasser anfüllt und den Wassergehalt des älteren Splintes weitaus übersteigt, während letzterer nur langsam und in geringerem Grade seinen Wassergehalt wieder vermehrt.

Ob hierbei nun an eine horizontale Wasserbewegung zu denken ist, die bei den Nadelholzbäumen besonders durch die in den Markstrahlen gelegenen Tracheiden vermittelt werden dürfte, oder ob die inneren Splintschichten sich zu Zeiten der Noth, d. h. der übermässigen Transpiration in beschränktem Grade an der Aufwärtsleitung des Wassers wieder betheiligen, ist zur Zeit nicht zu entscheiden. Dass sie ihre Leitungsfähigkeit in Zeiten der Noth in ausgiebigster Weise bethätigen, ist durch meine Einsägungsversuche zur Genüge dargethan. Buchen, Birken, Kiefern und Fichten, deren Splintschicht sehr tief rings um den Stamm herum durchschnitten war, blieben völlig grün und fest und liessen selbst nach Jahren kaum eine Verminderung des Wassergehaltes im Baum erkennen. Sobald aber die Splintschicht ganz durchschnitten war, vertrockneten die Bäume nach wenigen Tagen bei 50jährigen Eichen, nach einigen Wochen oder Monaten bei 100jährigen Fichten, Kiefern, Lärchen und Tannen.

Die Organe der Wasserleitung sind bei den Nadelholzbäumen die Tracheiden und zwar besonders die weitlumigen Frühlingstracheiden. In beschränktem Grade betheiligen sich natürlich auch die englumigen Tracheiden des Sommerholzes daran, was schon darin sich zu erkennen giebt, dass sie kleine Hoftipfel besitzen, welche an den letzten Tracheiden jedes Jahrringes auch auf den Tangential-

Digitized by Google

wänden stehen, damit Wasser aus dem jüngsten Jahrringe zum Cambiummantel von innen her transportirt werden kann, wenn dieser in Thätigkeit begriffen ist und grösseren Wasserbedarf hat.

Bei den Laubholzbäumen werden die Tracheiden in gleicher Weise für die Wasserleitung thätig sein, doch steht dieselbe in hervorragendster Weise den Gefässen zu, so lange diese noch nicht durch Thyllenbildung oder Gummi u. s. w. verstopft sind. Wahrscheinlich sind die Parenchymzellen des Holzes an den Processen der Wasserhebung betheiligt und spricht hierfür besonders der Umstand, dass gerade die Gefässe von zahlreichem Strangparenchym umgeben sind.

Wir wissen, dass wie bei dem Nadelholze die weitlumigen dünnwandigen Rundfasern, bei den Laubhölzern in den meisten Fällen die Gefässe und Tracheiden die erste im Frühjahre gebildete Schicht im Jahresringe ausmachen. Mit der Entwickelung einer neuen Belaubung muss zur Befriedigung des Wasserbedarfs derselben zunächst im Frühjahre eine vorwiegend oder allein aus guten Leitungsorganen bestehende Holzschicht entstehen. Erst nach Befriedigung dieses Bedarfes erzeugt der Baum vorwiegend solche mehr sclerenchymatische Organe, welche den mechanischen Aufgaben, der Festigung des Stammes dienen.

Mit dem Ausbiegen der Blattspurstränge aus der Sprossaxe in den Blattstiel gelangt auch das Wasser in diesen und mit den fein zertheilten Nerven zu den Zellen des Mesophylls. Die das Wasser leitenden Organe bestehen wie in den Wurzelspitzen aus Ring-, Spiral- und Treppengefässen oder Spiraltracheiden und so können die Blattzellen mit ihren Wandungen den zarten Häuten der Leitungsorgane eng anliegend und mit ihnen verwachsend das Wasser leicht in sich aufnehmen. Von ihren Wandungen verdunstet das Wasser in die Intercellularräume und durch diese sowie durch die Oberhautzellen in die Aussenluft.

Von dem Verhältnisse der Transpiration zur Wasseraufnahme hängt die Grösse des Wassergehaltes der Bäume ab und diese wird um so kleiner sein, je grösser die Verdunstung im Vergleich zur Aufnahme in der vorhergegangenen Zeitperiode war. Ein Beispiel mag dies erläutern. Birken von 30—35jährigem Alter und 12 m Höhe hatten folgenden Wassergehalt, wenn die Gesammtheit der Zellräume mit 100 angesetzt wird:

Digitized by Google

Baumhöhe m	24. März	7. Mai	2. Juli	26. August	22. September	8. October	28. December	16. Februar
1,3	67,5	62,0	46,0	36,6	36,3	33,0	46,0	44,0
3,5	67,0	59,5	50,0	44,0	43,1	39,0	45,0	46,0
5,7	67,5	62,5	55,5	47,0	43,0	42,5	38,5	42,5
7,9	70,0	73,5	53,0	50,5	47,5	44,0	33,0	42,5
10,1	75,0	85,0	66,5	51,0	47,0	39,5	29,0	41,0

Man sieht, dass in Brusthöhe der grösste Wassergehalt Ende März mit 67,5% eintritt, nachdem mit Frühjahrsanfang die Wurzeln reichlich Wasser aus dem Boden aufgenommen haben, ohne dass grössere Transpirationsverluste eintreten. In dieser Zeit bluten die Birken, wenn sie verwundet werden, da die Binnenluft sehr stark comprimirt ist. Bis zum 7. Mai hat schon eine Abnahme stattgefunden, während im Gipfel des Baumes das Maximum eintritt. Dies ist die Zeit des Laubausbruches. Bis zum October sinkt in allen Baumhöhen der Wassergehalt, da die Verdunstung grösser ist, als die Wasseraufnahme.

In den oberen Baumtheilen ist der Wassergehalt sogar nach dieser Zeit noch gesunken, da ja der Blattabfall erst Ende October eingetreten war. Unten dagegen hat sich der Wassergehalt durch die Wurzelthätigkeit wieder gehoben und nimmt auch bis zum Februar wenigstens in dem oberen Baumtheil noch langsam zu. Mit der Erwärmung des Bodens und der dadurch herbeigeführten gesteigerten Wurzelthätigkeit wächst der Wassergehalt bis Ende März auf den Maximalstand.

Die Veränderungen im Wassergehalt der Bäume sind aber nicht bei allen Holzarten dieselben, vielmehr spielt hierbei die Beschaffenheit der Wurzeln und insbesondere auch die Tiefe, bis zu welcher sie in den Boden eindringen, eine grosse Rolle, insofern der Wiederbeginn lebhafterer Wasseraufnahme einestheils von der Neubildung der Saftwürzelchen, anderntheils von dem Eindringen der Wärme in den Boden abhängig ist.

Von grösserem Interesse ist nun noch das Verhalten der Bäume, wenn diesen die Wasserzufuhr völlig abgeschnitten wurde. Eichen, deren Splint völlig durchschnitten war, vertrockneten nach 8—14 Tagen und zeigten kaum Spuren von liquidem Wasser im Splint, wogegen der Kern seinen normalen Wassergehalt besass,

Digitized by Google

der dem normalen Gehalte des Splintes fast gleich ist. Die unveränderte Grösse des Wassergehaltes im Kerne beweist, dass dort keine Leitung mehr stattfindet. Rothbuchen, welche tief eingeschnitten waren, erhielten sich mehrere Jahre gesund und grün, wenn auch der Blattabfall etwas früher eintrat und der Wassergehalt etwas geringer war, als im normalen Zustande. Birken zeigten gar keine Veränderung nach dem Einsägen. Fichten, Tannen, Buchen und Kiefern starben nach Durchsägung des Splintes vom Gipfel aus ab innerhalb weniger Monate, enthielten aber im Splint immer noch die Hälfte des normalen Wassergehaltes. Es ist nicht uninteressant zu wissen, wie gross der Wassergehalt im normalen Zustande berechnet auf das Frischvolumen des Holzes ist und zwar zur Zeit des grössten Wasserreichthums.

Baumtheil	35j. Birke 7. Mai		135j. Buche 2. Juli		50j. Eiche 2. Juli		130j. Fichte 27. Juni		110j. Tanne 28. Juni		70j. Kiefer 2. Juli		70j. Lärche 2. Juli	
	Unt.	Oben	Unt.	Oben	Unt.	Oben	Unt.	Oben	Unt.	Oben	Unt.	Oben	Unt.	Oben
Junges Holz (Splint)	51,1	61,1	49,6	46,4	51,1	49,3	62,9	67,5	64,0	71,0	50,0	67,9	64,0	71,0
Altes Holz oder Kern	46,6	—	40,7	—	41,4	—	13,2	—	18,1	17,8	15,2	—	26,8	—

Man sieht, dass mit einigen Ausnahmen, deren Erklärung hier zu weit führen würde, der Wasserreichthum im Splinte von unten nach oben zunimmt. Dies liegt einestheils daran, dass der Luftgehalt von unten nach oben abnimmt, dass also bei gleicher Luftdichte oben mehr Raum für Wasser vorhanden ist. Sodann ist aber auch der anatomische Bau des Holzes daran Schuld, worüber später gesprochen werden soll.

Es ist nun die Frage zu beantworten, welche Kräfte es sind, welche die Aufnahme des Wassers durch die Wurzeln veranlassen.

Das Wasser bildet im Boden, insoweit derselbe nicht geradezu nass ist, dünne Wasserhüllen, welche von der Oberfläche der Erdtheilchen und Humuspartikelchen durch Adhäsion festgehalten werden. Je wasserreicher der Boden ist, je dicker also die Wasserhüllen sind, um so geringer ist die Anziehungskraft der Erdtheilchen zu den äussersten Schichten des Wassers, und da die Oberfläche der Wurzel und der Wurzelhaare ebenfalls von einer

Digitized by Google

Wasserschicht überzogen ist, so wird in demselben Maasse, in welchem diese Wasser in sich einsaugen, von ferner liegenden Bodentheilchen mit reichlichen Wasserhüllen ein Theil nach dem anderen zu dem Orte des Verbrauches, d. h. zu dem von einer Korkhaut oder Borke noch nicht bekleideten Wurzeln hinströmen. Je dünner die Wasserhüllen der Erdtheilchen werden, d. h. je trockner der Boden ist, um so grösser müssen die Kräfte sein, welche das Wasser in das Innere der Wurzelhaare hineinziehen, um so langsamer wird die Strömung des Wassers im Boden zu den Wurzeln, bis endlich ein Zustand der Wasserhüllen eintritt, wobei die nur noch dünnen Wasserschichten von den Bodentheilchen so festgehalten werden, dass kein Wasser mehr in die Wurzelzellen eintritt, dass also die Absorptionskraft des Bodens die gleiche ist mit der Saugkraft der Wurzelzellen. Ist nun gleichzeitig die Verdunstung der Pflanze eine grosse, so vermag die langsame Wasseraufnahme den Transpirationsverlust nicht vollständig zu decken und schliesslich tritt ein Welken der Blätter ein.

Ist die Absorptionskraft des Bodens eine grosse, so wird derselbe zur Zeit, wo die Pflanze anfängt zu welken, noch einen grossen Wassergehalt zeigen.

Humusboden enthielt dann noch 12,3 %, Lehmboden noch 8 % und Sandboden nur noch 1,5 % Wasser. Die Fähigkeit des Bodens, Wasser an die Wurzeln abzugeben, hängt natürlich nicht allein ab von der Absorptionskraft, mit der sie Wassertheile festhalten, sondern in viel höherem Grade von der Fähigkeit, Wasser in sich aufzunehmen und festzuhalten, ohne es durchsickern zu lassen.

Der Humusboden, welcher schon bei 12,3 % Wasser an die Pflanze nichts mehr abgab, enthielt im gesättigten Zustande 46 % seines absoluten Trockengewichtes an Wasser, war also im Stande, 46 — 12,3 = 33,7 % abzugeben. Der Lehmboden enthielt gesättigt 52,1 % des Trockengewichtes, gab also 52,1 — 8 = 44,1 % Wasser ab. Der Sandboden endlich hielt 20,8 % des Trockengewichts an Wasser, konnte also 20,8 — 1,5 = 19,3 % abgeben.

Die Wurzelzellen nehmen das Wasser aus dem Boden wahrscheinlich lediglich in Folge der ihnen innewohnenden osmotischen Kräfte auf. Der äussere Luftdruck spielt dabei keine Rolle. Wenn auch die Binnenluft der Pflanzen in den höheren Theilen derselben meistentheils stark verdünnt ist, so gilt dies doch

Digitized by Google

für die Wurzeln wenigstens in sehr geringem Grade. Ebensowenig wie zu Zeiten hohen Luftdruckes im Innern des Baumes das Wasser aus der unverletzten Pflanze hinausgepresst wird, ebensowenig ist anzunehmen, dass der Druck der Atmosphäre Wasser durch die geschlossenen Wurzelgewebe nach innen zu pressen vermag, wenn hier die Luft dünner ist, als die Aussenluft. Aus demselben Grunde ist es auch unzulässig, den Druck der Atmosphäre als eine Kraft zu bezeichnen, welche bei der Wasserhebung in Wirksamkeit trete, vielmehr ist die Luft im Inneren eines Baumes ganz unabhängig in seiner Dichtigkeit von der Aussenluft.

In den Wurzelzellen enthält der Zellsaft gelöste Stoffe, insbesondere Pflanzensäuren und pflanzensaure Salze, welche ein sehr energisches Bestreben haben, Wasser aufzunehmen, das sich ihnen ausserhalb der Zellen im Boden darbietet. Dasselbe wird also in's Innere hineingezogen, veranlasst einen turgescirenden Zustand der Zellen und der Druck, welchen die elastisch ausgedehnte Zellhaut auf den Inhalt der Zelle ausübt, würde den Zellsaft, oder wenigstens das Wasser durch die Zellhaut hinauspressen, wenn nicht das Protoplasma dies verhinderte. Könnte das Wasser überhaupt nicht aus der Zelle hinaus, dann würde ein Ruhestand eintreten, sobald die osmotischen Kräfte im Gleichgewicht ständen mit der Kraft, mit der sich die Micelle der Zellwand zusammenhalten, so dass eine weitere Ausdehnung der Haut unmöglich wird. Thatsächlich wird aber das von aussen auf osmotischem Wege aufgenommene Wasser durch den Druck der Zellhaut zu den nach innen angrenzenden Wurzelzellen gepresst, so dass es zunächst zu den Zellen der Wurzelrinde und von hier zu den Gefässen der Leitbündel gelangt.

Eine befriedigende Erklärung der Thatsache, dass das Wasser nur in der Richtung von aussen nach innen fortgeführt wird, ist zur Zeit nicht gegeben. Wenn man dieselbe einer Eigenthümlichkeit in der Organisation des Protoplasmas zuschreibt, so dürfte das gewiss berechtigt sein, wenn es auch nicht zweifellos bewiesen ist. Wie man sich aber diese Organisation zu denken hat, welche das Passiren des Wassers durch die Protoplasmakörper der Zellen nur in der Richtung von aussen nach dem Innern der Wurzel zu ermöglicht, dafür fehlt zur Zeit jede Vorstellung.

Digitized by Google

Die osmotischen Kräfte der Wurzelzellen sind es also, welche das Wasser von aussen in die Wurzel hineinziehen, in diesen zunächst bis zu den central gelagerten Ring- und Spiralgefässen und in diese endlich hinaufpressen resp. heben. Es handelt sich hierbei um eine Kraft, die man zunächst als eine Eigenthümlichkeit der Parenchymzellen der Wurzeln ansah und als Wurzelkraft oder Wurzeldruck bezeichnete.

Die Intensität dieser Wurzeldruckkraft hängt von mannigfachen äusseren und inneren Verhältnissen ab. Zunächst ist maassgebend der Vegetationszustand der Wurzeln.

Es giebt Bäume, deren Wurzeln auch im Winter und Frühjahr befähigt sind, Wasser in reichlichem Maasse aufzunehmen, wenn die anderen Vorbedingungen hierzu erfüllt sind. Ihre Faserwurzeln sind auf lange Strecken hin mit lebender Rinde, auch selbst noch mit Haaren bekleidet.

Andere Bäume dagegen müssen alljährlich im Frühjahr und Vorsommer zuvor neue kleine Saftwurzelchen oder Faserwurzeln entwickeln, bevor sie reichlich Wasser aufzunehmen vermögen.

Ihre Wurzeln sind im Winter entweder bis nahe zur Spitze von einer Korkschicht bekleidet, die nur wenig oder kein Wasser hindurchlässt, oder die zarten Würzelchen werden zum grossen Theile durch parasitische Pilze im Laufe des Herbstes und Winters getödtet, nachdem sie mit jenen kurze Zeit ein symbiotisches Leben geführt haben. Solche Bäume, zu denen unsere Nadelholzbäume gehören, nehmen im Winter und Frühjahr bis zur Zeit der Neubildung von Wurzeln sehr wenig Wasser auf und verlieren desshalb bei fortdauernder wenn auch gemässigter Verdunstung so viel Wasser, dass die Zeit der grössten Wasserarmuth im Holze in den Monat April und Anfang Mai fällt. Wenn sich bei ihnen im Mai und Juni die neuen, von Pilzen noch nicht oder wenig behelligten Wurzeln gebildet haben, dann steigt die Wasseraufnahme und der Wasserreichthum des Holzes auf sein Maximum, obgleich in dieser Zeit auch die Transpiration am grössten zu sein pflegt.

Jene erste Gruppe von Bäumen, zu denen insbesondere die Bluter (Ahorn, Birke, Hainbuche, Rothbuche u. s. w.) gehören, nehmen den ganzen Herbst, Winter und Frühling hindurch Wasser auf, insoweit ihnen dies nicht etwa durch Frost, Trockenheit des Bodens unmöglich gemacht oder erschwert wird. Bei ihnen

Digitized by Google

erreicht bei minimalem Transpirationsverlust oft schon um Weihnachten der Wassergehalt des Holzes sein Maximum, oft erst im Frühjahr, nachdem die oberen Bodenschichten stärker durchwärmt worden sind. Solange die Luft im Innern der Organe noch dünner ist, als die Aussenluft, wird auch nach Verwundungen kein Wasser austreten, sondern im Gegentheil etwa dargebotenes Wasser schnell in's Innere eingesogen werden. Wenn die Binnenluft dieselbe oder nahezu die gleiche Dichte durch fortgesetzte Wasseraufsaugung erreicht hat, wie die Aussenluft, dann genügt schon im Winter ein warmer sonniger Tag, das Bluten der Bäume aus Wundstellen hervorzurufen, weil die erwärmte Luft sich ausdehnt und einen höheren Druck auf das Wasser in den Organen ausübt, als die Aussenluft.

Ahorne z. B. bluten oft schon im Januar. In der Regel tritt diese Erscheinung aber erst deutlich und energisch im Frühjahr auf vor Ausbruch des Laubes, also zu einer Zeit, in der die Verdunstung noch eine minimale, die Wasseraufnahme durch die Wurzeln dagegen eine gesteigerte ist. Die Erwärmung des Bodens beschleunigt die osmotischen Processe und es werden so grosse Wassermengen von den Wurzeln aufgenommen, dass die Luft in den Gefässen und in den anderen Organen comprimirt wird. Der Druck der Holzluft ist dann zeitenweise ein sehr grosser. Durch Ansetzen von Manometer hat man festgestellt, dass z. B. der Weinstock einen Druck ausübt, der die Quecksilbersäule bis zu 107 cm emporhebt. Das Bluten des Weinstocks, Ahorns, der Birke u. s. w. findet insbesondere dann energisch statt, wenn einerseits durch erhöhte Lufttemperatur die Holzluft sich erwärmt hat, wenn andererseits die Erwärmung des Bodens eine beschleunigte Aufnahme des Wassers mit sich bringt, durch welches der Blutungsverlust schnell und nachhaltig ersetzt wird. Auch hört das Bluten natürlich auf, wenn mit der Entwicklung der neuen Belaubung der Transpirationsverlust ein so grosser wird, dass selbst bei schnell zunehmender Wurzelthätigkeit doch der Wassergehalt des Baumes sich vermindert und somit die Holzluft sich verdünnt. Wenn man Bäume im Sommer fällt, zeigen die Abhiebsflächen des Stockes nicht selten starkes Bluten, weil die Stockfläche langsamer verdunstet, als die ganze Blattoberfläche und somit die Wasserzufuhr durch die Wurzeln ein Hervorpressen des Saftes veranlassen

Digitized by Google

muss, sobald die Luft im Wurzelstocke wieder die Atmosphärendichtigkeit übersteigt. Auch bei grösseren annuellen Pflanzen, z. B. einer kräftigen Sonnenblume, kann man das Bluten beobachten, wenn man dieselbe über dem Boden abgeschnitten hat. Anfänglich tritt kein Wasser hervor, da die Binnenluft in den geschlossenen Organen noch verdünnt ist, und das von den Wurzeln aufgenommene Wasser begierig von ihnen aufgesogen wird. Ist die Binnenluft aber durch das aufgenommene Wasser auf einen so kleinen Raum beschränkt, dass sie die Dichtigkeit der Atmosphäre erreicht oder übertrifft, dann fängt der Stock auch an zu bluten, womit der Beweis erbracht ist, dass es die ungestörte osmotische Thätigkeit der Wurzelzellen ist, welche das Wasser emporpumpt.

Zu den Zeiten, in denen die Bäume nach Verletzungen bluten, tritt oft auch das Wasser in Tropfenform zwischen den Knospenschuppen hervor, und bezeichnet man diese Erscheinung als Thränen. Besonders häufig beobachtet man dasselbe bei Heinbuchen, welche an warmen, sonnigen Frühlingstagen aus allen Knospen reichlich Wasser ausscheiden. Das Thränen besteht in Ausscheidung von Wasser durch die Wasserspalten der jungen, noch in der Knospe ruhenden Blätter. Weit häufiger beobachtet man das Thränen an niederen Pflanzen im Walde, im Gewächshause und in Zimmern. Es treten in bestimmten Entfernungen Tropfen klaren Pflanzensaftes am Rande der Blätter zum Vorschein da, wo sich über den Endigungen der Seitenrippen Gruppen von Wasserspalten vorfinden. Die Erscheinung setzt einmal einen frischen, warmen Boden voraus, in welchem die osmotischen Processe mit grosser Lebhaftigkeit Wasser in die Wurzeln und in das Pflanzeninnere hineinziehen, andererseits eine feuchte Luft, welche die Transpiration der Blätter sehr vermindert. Da nun in der Nacht die gewöhnlichen Spaltöffnungen sich schliessen, also keinen oder nur wenig Wasserdunst hindurchlassen, so tritt leicht bei kleinen Pflanzen der Fall ein, dass die Wasseraufnahme den Wassergehalt der Pflanze so steigert, dass die Luft im Innern comprimirt wird und gewaltsam Wasser aus den stets offenen Wasserspalten hinauspresst. In der Regel übersieht man im Walde diese Erscheinung, weil man sie für Thaubildung hält.

Die Intensität der Wasseraufnahme durch die Wurzeln hängt aber nicht allein von dem Vegetationszustande derselben, sondern

Digitized by Google

auch von der Temperatur des Bodens ab. Ist dieselbe eine sehr niedrige, dann hören die osmotischen Processe in der Wurzelzelle ganz oder fast ganz auf, und kann man experimentell feststellen, dass lebhaft transpirirende Pflanzen, welche in einem feuchten Boden wurzeln, verwelken, wenn man letzteren künstlich abkühlt. Ebenso ist es leicht, sich zu überzeugen, dass Pflanzen, welche aus feuchteren Räumen, also etwa aus Gewächshäusern, in die trockene Luft der geheizten Wohnzimmer gelangen und hier in Folge übermässig gesteigerter Verdunstung leicht welken, sich schnell erholen, wenn man durch Begiessen mit warmem Wasser die Wurzelthätigkeit beschleunigt. Auf nasskaltem Boden gedeihen die Pflanzen nicht gut, und zwar gewiss zum grossen Theil in Folge der durch die Kälte verminderten Wasseraufnahme der Pflanzen.

Im Winter, wenn der Boden auf grössere Tiefe abgekühlt ist, fungiren die Wurzeln nur sehr mangelhaft auch dann, wenn der Boden nicht gefroren ist. Im Herbst und Vorwinter ist der Boden, wenigstens in grösseren Tiefen, noch verhältnissmässig warm und so erklärt es sich, dass der Wassergehalt der Bäume nach dem Blattabfall, also nach dem Aufhören lebhafter Transpiration, bis Weihnachten etwa steigt, ja oft bis zum Maximum des ganzen Jahres heranwächst. In den Monaten Januar bis März dagegen vermindert sich der Wassergehalt in der Regel wieder, da in dieser Zeit die auch in grössere Bodentiefe vorgedrungene Kälte die osmotischen Processe in den Wurzeln einschlafen lässt.

In den Monaten Juni und Juli dagegen ist die Wasseraufnahme wahrscheinlich bei allen Pflanzen am lebhaftesten, da einestheils der Boden schon in den oberen Schichten durchwärmt ist, anderentheils der Wassergehalt des Bodens noch vom Winter her ein genügender ist, endlich die neu entstandenen Wurzeln sich auf's lebhafteste an der Wasseraufsaugung betheiligen. Obgleich in diesen Monaten der Transpirationsprocess der Bäume und der Wasserverlust am grössten ist, zeigen die meisten Bäume gerade in dieser Zeit den grössten Wasserreichthum im leitenden Holzkörper.

Wir haben damit schon auf ein weiteres Moment hingewiesen, welches für die Wasseraufnahme durch die Wurzeln massgebend ist, nämlich den Wassergehalt des Bodens selbst. Je trockener

Digitized by Google

der Boden, um so fester halten die feinen Erdtheilchen die sie umgebenden Wasserhüllen, um so langsamer findet das Hinströmen der Wassertheilchen zum Orte der Aufsaugung, d. h. zu den Wurzeln statt. Dagegen kann man nicht sagen, dass mit der Zunahme des Wassergehaltes auch die Leichtigkeit der Wasseraufsaugung gleichen Schritt hält. Ein weniger nasser Boden ist oft günstiger für die Wasseraufnahme als ein nasser Boden, weil das die Räume zwischen den Erdtheilchen einnehmende liquide Wasser den Luftzutritt zu den Wurzeln und damit den Athmungsprocess derselben beeinträchtigt. Von der Athmung der Wurzeln, also auch von der Durchlüftung des Bodens hängt die Thätigkeit und die Wasseraufnahme derselben in hohem Grade ab. Auch die Durchwärmung des Bodens, sowie die Verwitterung der anorganischen und die Zersetzung der organischen Nährstoffe des Bodens wird durch allzuviel Wasser im Boden gehemmt. Die wohlthätigen Folgen der Drainage oder anderer Entwässerungen in Wald und Feld, des Abfliessens überschüssiger Wassermengen aus dem Erdreich der Blumentöpfe sind zur Genüge bekannt.

Wir haben vorstehend die Kraft besprochen, welche das Wasser aus dem Boden in die Wurzel und in's Innere der Pflanze hineinzieht, und gesehen, dass dieselbe auch als Hubkraft des Wassers im Holzkörper zur Geltung kommt. Die Erscheinungen des Blutens und Thränens lassen auf eine von unten wirkende Kraft, den Wurzeldruck, unzweifelhaft schliessen. Diese Hubkraft veranlasst, dass die in den Leitungsorganen neben dem Wasser befindliche Luft zusammengepresst wird und nun einen Druck auf das Wasser selbst ausübt. Durch fortdauernde Wasseraufnahme von unten wird die Luft im unteren Stammtheil comprimirt und wirkt als Hubkraft nach oben, wo in Folge der Wasserverdunstung Wasser verbraucht und dadurch die Luft verdünnt wird. Diese Luftverdünnung im oberen Pflanzentheile wirkt saugend, wenn unten die Luft in den Leitungsorganen stärker verdichtet ist, und man hat dieselbe wohl auch als Saugkraft bezeichnet. Die Differenz der Luftdichtigkeit im Innern des Baumes ist somit eine Ursache der Wasserbewegung nach oben. Dieselbe vertheilt sich mehr oder weniger gleichmässig auf die übereinanderstehenden Organe, und in den Gefässen sind die Luftblasen unten mehr verdichtet als oben. Das Wasser wird also durch die Hoftipfel aus einem Organ zu

Digitized by Google

dem nächst höheren strömen, wenn in letzterem der Luftdruck ein geringerer ist, und gleiches gilt für die Gefässe, welche durch zahlreiche Hoftipfel mit den benachbarten Organen in Verbindung stehen. Würden wir nun auch annehmen, diese Hub- und Saugkraft könne die Kraft mehrerer Atmosphären erreichen, so sind wir doch nicht berechtigt, sie als die einzige, in der lebenden Pflanze wirkende Hubkraft des Wassers zu betrachten, und zwar desshalb, weil wir ja wissen, dass in Zeiten lebhafterer Transpiration auch in den unteren Baumtheilen die Luft dünner ist, als die Aussenluft. Würden wir nun selbst annehmen, dass am Fusse eines Baumes die Holzluft etwas mehr als die Dichtigkeit der Atmosphäre zeigte, im Gipfel eines 30 oder gar 100 m hohen Baumes die Luft nur 0,2 der Dichtigkeit der Aussenluft besässe, so hätten wir doch immer nur eine Hubkraft in der verschiedenen Spannung der Luft zwischen oben und unten von etwas mehr als 0,8 Atmosphären. Es ist nicht anzunehmen, dass diese Kraft allein genügend sei, eine Wasserbewegung nach oben zu Stande zu bringen. Man hat sich desshalb nach weiteren Hülfskräften umgesehen, die mit jener vereint das Wasser bis zur Spitze des höchsten Baumes zu heben vermögen.

Hier liegt nun ein Problem vor, mit dessen Lösung sich die Physiologen seit den ältesten Zeiten beschäftigt haben, ohne zu einem befriedigenden Resultate zu gelangen. Die Schwierigkeit desselben hat Sachs veranlasst, die Wasserbewegung als eine solche zu betrachten, welche gar nicht im Lumen der Organe, sondern in der Substanz der Zellwände, d. h. in den Micellarinterstitien stattfände. Die von ihm aufgestellte Imbibitionstheorie geht von der Annahme aus, dass das in der Zellwandung befindliche Wasser in dieser selbst aufwärts ströme zum Orte des Verbrauches, d. h. zu den Blattzellen. Durch die Verdunstung verliere die Blattzelle Wasser, welches sie aus der Wandung der anliegenden Gefässe der letzten Blattnerven ersetze. Diese sollen den Verlust ersetzen aus der Zellwandsubstanz der tiefer stehenden Holzfasern u. s. w., bis endlich die Wurzelzellen ihren Verlust durch Aufnahme aus dem Boden zu ersetzen suchen. Die hierbei wirksame Kraft soll lediglich die moleculare Attraction sein, welche innerhalb der Wandungen von den Micellen ausgeht und den wasserreicheren Substanzen, welche nach Sachs' Annahme die tieferstehenden sind,

Digitized by Google

Wassertheilchen zu den wasserärmeren, höher stehenden Zellwandungen entzieht. Die Zulässigkeit einer solchen Annahme setzt voraus, dass die Zellwandsubstanz im oberen Baumtheil sehr wasserarm, im unteren Baumtheil dagegen mit Wasser voll gesättigt sei, damit die bei dem Wasserverlust frei werdenden Molecularkräfte das Wasser aus den wasserreicheren Wandungen, in denen die Wassertheile mit geringer Kraft festgehalten werden, emporziehen können. Sie setzt ferner voraus, dass das im Zelllumen enthaltene Wasser nicht in die Wandung hinein kann. Beide Annahmen sind durch nichts bewiesen, ja erscheinen bei näherer Betrachtung als völlig unzulässig.

Wir wissen, dass jederzeit im leitenden Holzkörper die Organe zur Hälfte oder noch mehr mit Wasser erfüllt sind, dass mithin die Wandungen der Organe gleichsam unter Wasser stehen, da sie von mehreren Seiten direct bespült werden; wir wissen, dass der Wassergehalt des Zellinneren nach der Jahreszeit, z. B. bei der Birke, im oberen Baumtheile zwischen 29 und 85% schwankt, dass also zweifellos Wasser sehr leicht aus der Zelle hinaus und hinein wandert, und wenn dies auch thatsächlich fast allein durch die Hoftipfel geschieht, so können wir doch nicht anders, als annehmen, dass dieses Wasser an der Leitung sich betheiligt und bei starker Verdunstung verbraucht, bei schwacher Verdunstung ersetzt wird. Nie kommt es vor, dass der leitende Holztheil kein flüssiges Wasser in seinen Organen enthielte, und der Wassergehalt nimmt sogar im Jahresringe nach oben hin zu, weil dort noch nicht soviel Luft ausgeschieden ist, als im unteren Theile des Baumes. Die Sachs'sche Imbibitionstheorie ist denn auch ganz allgemein als unhaltbar erkannt und aufgegeben.

Gegen deren Richtigkeit spricht noch eine Reihe von Thatsachen, welche nur erklärbar sind, wenn man die Bewegung des Wassers im Lumen der Organe annimmt, nämlich erstens der Bau und das Vorkommen der Ring- und Spiralgefässe, deren Wandung denkbar ungeschickt zur Leitung des Wassers offenbar darauf berechnet ist, die Passage des Wassers aus anliegenden Parenchymzellen in das Innere dieser Organe zu erleichtern und zugleich die Möglichkeit zu schaffen, dass im Innern ein Raum mit verdünnter Luft sich bilde, der ohne die Ring- und Spiralverdickungen nicht entstehen könnte in Folge des Druckes der umgrenzenden

Digitized by Google

turgescirenden Zellen. Zweitens wäre der Bau der Hoftipfel nicht allein völlig unerklärlich, sondern diese selbst wären ein Hinderniss in der Wasserbewegung. Die Hoftipfel ermöglichen den Uebertritt des Wassers aus einem Organ in das benachbarte höher stehende Organ. Die zarte Schliesshaut lässt das Wasser leicht hindurch, wenn die Luft einer Tracheide dichter ist, als die der Nachbartracheide, weil sie sich dann ausdehnt, ohne aber zerreissen zu können, weil ja in der Mitte eine verdickte Platte gleichsam ein Sicherheitsventil darstellt, indem sie sich bei höherem Druck vor die kleine Oeffnung legt.

Auch die Stellung der Hoftipfel spricht gegen die Sachs'sche Theorie, da nachweislich bei Nadelholzbäumen die Wasserbewegung nur seitlich innerhalb der Jahresringe, nicht oder nur in geringem Grade von Ring zu Ring stattfinden kann. Da im Frühjahre das Cambium zur Zellbildung nicht genug Wasser aus den dicken Herbstholztracheidenwandungen erhalten würde, sind diese mit zahlreichen Tipfeln an den Tangentialwänden versehen. Bei der Kiefer fehlen sie, weil sie viele Tracheiden in den Markstrahlen führt, welche das Wasser zum Cambium leiten. Bei Laubholzbäumen dagegen kann das Wasser leicht auch nach aussen wandern, da die Hoftipfel auf allen Seiten der Tracheiden und Gefässe sich befinden.

Die Gefässe wären nach Sachs ganz unnöthige Organe, während doch, wie wir noch sehen werden, die Grösse der Transpiration die Zahl und Weite derselben zweifellos beeinflusst.

Wenn man, besonders im Winter, ein Holzstück, welches wasserreich ist, durch die warme Hand erwärmt, so tritt zu beiden Seiten Wasser aus als Beweis, dass die Luft durch erhöhte Spannung mit Leichtigkeit das Wasser in Bewegung setzt, und wenn man ein Stück mit Wasser gesättigtes Tannenholz lothrecht hält und die obere Fläche mit einigen Tropfen Wasser benetzt, so übt das Gewicht des Wassers sofort einen Druck nach unten aus, der ein Hervortreten des Wassers an der unteren Schnittfläche bewirkt.

Auch das verschiedene Verhalten der Nadelholz- und Laubholzbäume beim Abschneiden oder Durchsägen des leitenden Holzkörpers spricht gegen die Sachs'sche Theorie. Bei der Eiche wird durch den Luftdruck, welcher von der Schnittfläche aus in

Digitized by Google

die Gefässe eindringt, alles flüssige Wasser zu den Blättern emporgedrückt, während bei den Nadelholzbäumen keine Luft einzudringen vermag, ein Vertrocknen schon eintritt, nachdem noch 66% der Zelllumina mit liquidem Wasser erfüllt sind. Es erscheint ganz undenkbar, dass nach der Imbibitionstheorie die Wasserbewegung fast völlig aufhört, wenn die Organe noch soviel Wasser enthalten. Bei einer solchen Fichte hatte sich die Luftdichtigkeit im ganzen Stamm ausgeglichen, so dass die Wasserbewegung nach oben aufhören musste. Dieser Versuch spricht auch gegen die Ansicht, dass die Wasserhebung unabhängig von Luftdruckdifferenzen allein durch die osmotischen Kräfte der Parenchymzellen des Holzes bewirkt werde. Sie könnte dann nicht wohl aufhören, wenn noch $^2/_3$ der Zelllumina mit Wasser erfüllt sind. Endlich sprechen auch einige Erscheinungen beim Abschneiden jüngerer Zweige gegen die Imbibitionstheorie. Schneidet man transpirirende Laubholzzweige in der Luft ab und lässt sie einige Zeit ausserhalb des Wassers, so welken sie auch nach dem Hineinstellen in Wasser bald. Schneidet man sie unter Wasser ab, so dass keine Luft in die Gefässe einzudringen vermag, so bleiben sie weit länger frisch. Offenbar können im ersten Falle sich alle Gefässe mit Luft von gleichmässigem Atmosphärendruck anfüllen und das Eindringen des Wassers verhindern, während im letzteren Falle der Luftdruck das Wasser in die Gefässe hineintreibt.

Auch die Erscheinung, dass transpirirende Zweige im Wasser nach einiger Zeit welken, also nicht mehr Wasser genug emporheben, lässt sich erklären aus dem Umstande, dass ja das Wasser nie völlig rein ist von unlöslichen Bestandtheilen und diese allmälig die zarten Schliesshäute der Organe verstopfen. Wenn man dann das unterste Zweigende abschneidet, so wird dadurch die Wasseraufnahme wieder sehr beschleunigt, weil neue, noch nicht verstopfte und verschleimte Organe das Wasser aufzunehmen vermögen.

Mit der Beseitigung der Imbibitionstheorie ist aber das Problem der Wasserbewegung noch nicht gelöst, vielmehr handelt es sich nun um die Beantwortung der Frage, welche Kräfte dem Wurzeldruck zu Hilfe kommen.

Man hat den Gedanken ausgesprochen, dass jene osmotische Hubkraft nicht auf das Rindenparenchym der Wurzeln beschränkt

Digitized by Google

zu sein brauche, sondern in allen parenchymatischen Zellen des Holzkörpers stattfinden könne. Es ist das eine Annahme, die sehr viel Wahrscheinlichkeit hat, doch ist es unendlich schwer, sich eine Vorstellung davon zu machen, wie die Zellen des Strang- und Strahlenparenchyms ihre osmotischen Kräfte zur Hebung des Wassers verwenden können. Die Markstrahlzellen des Nadelholzes müssten das Wasser aus den tiefer stehenden Tracheiden einsaugen und an die höher stehenden sofort wieder abgeben. Die thatsächlich bestehenden Luftdruckdifferenzen könnten hierbei die Ursache sein, dass eben die Abgabe an die höheren Zellen mit dünnerer Luft stattfände. Es könnten aber auch andere, uns unbekannte Organisationsverhältnisse im Plasmakörper der Zelle sein, welche jene Bewegungsrichtung vorschreiben, geradeso, wie wir ja auch in der Wurzelzelle solche Eigenthümlichkeit im Plasma annehmen müssen, ohne sie nachweisen zu können. Bei den Laubholzpflanzen sind die Gefässe und Tracheiden von Strangparenchym umstellt, welches das Wasser aus einem tieferen Theile des Gefässes in sich aufnehmen und dann an einen höheren Theil wieder abgeben müsste. Von anderer Seite hat man auch den Capillarkräften in den Zellen eine mehr oder weniger hervorragende Rolle zugeschrieben und dürfte nicht zu leugnen sein, dass dieselben bei der Wasserhebung nicht ohne Einwirkung sind. Dieselben aber als das wichtigste Moment bei der Hebung des Wassers zu bezeichnen, erscheint nicht zulässig, nachdem wir wissen, dass bei dem Nadelholze die Leitungsorgane für sich abgeschlossen und mit Wasser und Luft erfüllt sind, bei den Gefässen Luft und Wasser wie in einer Jamin'schen Kette vertheilt sind, von der wir wissen, dass die Capillarkraft in ihr eine Fortbewegung des Wassers sehr erschwert.

Wiederholt hat man auch die Wassersteigung als Folge des verschiedenen Gehaltes der Zellen an gelösten Stoffen bezeichnet, indem man annahm, dass oben in Folge der Transpiration der Nahrungssaft reicher an Nährstoffen werde als unten. Diese Anschauung dürfte jeder Berechtigung entbehren, nachdem wir ja wissen, dass sehr oft in der Wurzel der Saft weit reicher an gelösten Stoffen ist, als oben. Es ist auch schwer einzusehen, wesshalb nahe dem Orte des Verbrauches der Nährstoffe diese sich anhäufen sollen und in grösseren Mengen vorhanden sein können, als unten im Stamm.

Digitized by Google

So stehen wir denn heute noch vor einem nicht gelösten Problem, und alle Versuche der Erklärung lassen sich noch nach dieser oder jener Richtung hin angreifen.

§ 34. Die Nährstoffe der Pflanzen.

Wenn es auch die besondere Aufgabe der Agriculturchemie ist, die Nährstoffe der Pflanzen, deren Vorkommen in der Natur, deren Entstehung aus der Verwitterung der Mineralien oder aus der chemischen Zersetzung organischer Verbindungen klar zu stellen, so können wir doch nicht wohl ganz über diesen wichtigen Gegenstand hinweggehen, wollen vielmehr das Wichtigste aus diesem Wissensgebiete hervorheben.

Es giebt zahlreiche Pflanzen, welche die Arbeit der Assimilation ganz oder doch theilweise umgehen und sich direct von neugebildeter organischer Substanz ernähren. Dahin gehören die Pilze sowie die chlorophyllosen Phanerogamen, sei es, dass sie als Parasiten von lebenden oder als Saprophyten von abgestorbenen Organismen sich ernähren. Es giebt auch manche Pflanzen, die zwar selbstthätig assimiliren, also Blattgrün enthalten, dabei aber theilweise auch organische Substanz verzehren, wie dies bei den Loranthaceen, Scrophulariaceen u. s. w. der Fall ist.

Die Besprechung dieser Organismen und ihrer Lebensweise mag hier unterbleiben, nachdem sie in meinem Lehrbuch der Baumkrankheiten in eingehender Form stattgefunden hat. Auch bezüglich der Frage, ob bei den höher entwickelten Pflanzen an den Wurzeln auftretende Pilzbildungen, die zu symbiotischen Erscheinungen führen, zur Ernährung der Wirthspflanze beitragen, indem sie direct Humussubstanzen den Bäumen zuführen, verweise ich auf das, was S. 149 besprochen worden ist. Wir wollen uns darauf beschränken, zu untersuchen, in welcher Form und auf welchem Wege die selbständig assimilirenden Gewächse ihre Nahrung aufnehmen.

Bekannt ist, dass der Pflanzenkörper aus den verbrennlichen Elementen: Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff besteht, und dass in der Pflanzenasche meist nur in geringen Mengen aber stets nachstehende unverbrennliche oder mineralische Bestandtheile sich finden: Schwefel, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen.

Digitized by Google

Zweifelhaft ist es, ob das Chlor, das immer vorhanden ist, auch zu den unentbehrlichen Nährstoffen gehört, und vom Silicium ist zu erwähnen, dass es zwar immer vorhanden ist, aber nachweislich auch fehlen darf.

Wenn in einem Boden einer der genannten Nährstoffe fehlt, so kann keine Pflanze darin wachsen; ihr Gedeihen hängt aber auch von einer gewissen Menge der Nährstoffe und von der Form ab, in welcher sie sich der Pflanze darbieten. Selbst ein grosser Reichthum an den meisten der genannten Nährstoffe würde den Boden nicht zu einem fruchtbaren machen, wenn nur einer der genannten Stoffe in einer ungenügenden Menge vorhanden ist. Ein in Folge solchen Mangels unfruchtbarer Boden kann durch Zufuhr des einen Nährstoffs zu einem sehr fruchtbaren gemacht werden.

Gehen wir zur Betrachtung der einzelnen Elementarstoffe der Pflanze über, so wissen wir zunächst, dass der Kohlenstoff der Pflanze fast ausschliesslich durch die Blätter aus dem Kohlensäuregehalt der Luft bei der Assimilation abgespalten wird und verweise ich auf das, was S. 172 über diesen Process ausführlich angeführt wurde. Schon die Ansammlung von Humusvorräthen im Boden, welche mit der Waldbestockung verknüpft ist, beweist, dass die Quelle des Kohlenstoffes in der Atmosphäre gelegen ist.

Die Bedeutung des Humus im Boden liegt in der Erzeugung von Kohlensäure, welche die Waldluft bereichert (S. 176), welche aber auch bei der Aufschliessung der mineralischen Nährstoffe des Bodens die wichtigste Rolle spielt; sie liegt ferner darin, dass im Humus ein Vorrath von mineralischen Nährstoffen in einer für die Pflanze sehr zugänglichen Form enthalten ist. Bei der Zersetzung des Humus zu Kohlensäure sind die im Boden entwickelten Pilze von grösster Bedeutung, und Wollny hat gezeigt, dass durch Sterilisirung des Bodens dessen Kohlensäureentwicklung fast vollständig aufgehoben wird.

Der Wasserstoff und Sauerstoff bietet sich der Pflanze im aufgenommenen Wasser in reichlichem Maasse dar und wurde über die Aufnahme des Wassers S. 198 ff. ausführlich berichtet. Dass auch der Sauerstoff der Luft, welcher beim Athmungsprocess der Pflanze in deren Inneres dringt, nicht allein zur Verbrennung dient, sondern auch vielfach bei den Processen des Stoffwechsels, z. B. bei

Digitized by Google

der Umwandlung der fetten Oele in Kohlenhydrate und bei der Erzeugung organischer Säuren direct zu einem Bestandtheil der Pflanzensubstanz wird, haben wir ebenfalls schon hervorgehoben (S. 189).

Eingehendere Besprechung erfordert die Darlegung der Form, in welcher der Stickstoff zur Ernährung der Pflanze aufgenommen wird. Die selbstthätig assimilirenden Pflanzen beziehen denselben als Nitrate und Ammoniaksalze und einen Theil desselben wahrscheinlich auch durch Verarbeitung des ungebundenen Stickstoffs der Luft.

Die Nitrate und Ammoniaksalze, welche wenn auch selten in grösseren Mengen in jedem Acker- und Waldboden vorkommen, entstammen aus der Verwesung der mannigfachen organischen stickstoffhaltigen Substanzen thierischen und pflanzlichen Ursprunges, werden aber auch aus der Luft durch den Regen dem Boden zugeführt oder von letzterem direct aus der Luft absorbirt. Hat sich auch die Annahme, dass schon beim Verdunsten des Wassers salpetrigsaures Ammoniak entstehe, als irrig erwiesen, so entsteht solches doch durch die Einwirkung der Elektricität, also durch den Blitz und gehen auch immer gewisse Mengen von Ammoniak bei den Verwesungsprocessen in die Luft über.

Das Ammoniak erleidet im Boden unter der Einwirkung zahlloser (sog. nitrificirender) Organismen, gewisser Spaltpilzformen, eine Umwandlung in Salpetersäure, und die salpetersauren Salze, die nicht von der Feinerde festgehalten und absorbirt werden, gehen für die Pflanze leicht verloren, da sie vom Regen in die Tiefe geschwemmt werden.

Es bedarf noch eingehenderer Untersuchungen, welche Pflanzen ihren Stickstoffbedarf aus dem Boden vorzugsweise oder allein in Form von Ammoniak und welche ihn in Form von Salpetersäure aufnehmen, doch scheint es, dass die meisten Culturgewächse der Salpetersäure den Vorzug geben.

Neuerdings sind viele Untersuchungen zur Beantwortung der Frage ausgeführt, ob die Pflanzen im Stande sind, den Stickstoff der Luft unmittelbar zur Ernährung zu verwenden, doch bedarf es noch eingehender Arbeiten, um festzustellen, welche Pflanzen den freien Stickstoff der Atmosphäre zu assimiliren vermögen und in welcher Weise dieses geschieht. Zunächst scheint

Digitized by Google

festzustehen, dass gewisse Pflanzenfamilien, z. B. die Gramineen ihren Stickstoff nur als Ammoniak oder Salpetersäure aus dem Boden zu befriedigen vermögen, wogegen es unbestritten ist, dass die Leguminosen daneben auch freien Stickstoff zu verarbeiten im Stande sind. Diese Fähigkeit soll aber nicht der Pflanze unmittelbar eigen sein, sondern durch Vermittelung eigenthümlicher Mikroorganismen, die im Innern von Wurzelknöllchen mit der Pflanze ein symbiotisches Zusammenleben führen, erfolgen. Wird in einem sterilisirten Boden die Entstehung der bekannten Knöllchen verhindert, so vermag eine Leguminose in einem Boden nicht zu wachsen, der keinen Ammoniak oder Salpetersäure enthält.

Ob diese Mikroorganismen den Spaltpilzen oder den Myxomyceten zuzuzählen sind, ist noch unentschieden, mag hier als nebensächlich auch unerörtert bleiben. Von anderer Seite (Frank) wird behauptet, dass die Stickstoffassimilation nicht an die Gegenwart der Wurzelknöllchen gebunden, sondern eine allgemein verbreitete sei und insbesondere gewisse Algenarten, die im Boden verbreitet sind, die Fähigkeit besitzen, den freien Stickstoff zu verarbeiten und dadurch den Gehalt des Bodens an Stickstoffverbindungen zu steigern. Weitere Untersuchungen werden über diese Streitfrage zu entscheiden haben.

Eine Reihe von Pflanzen besitzt die Fähigkeit, organische stickstoffhaltige Substanz vermöge ihnen eigenthümlicher Digestionsdrüsen, in welchen sich Pepsin befindet, aufzulösen und aufzunehmen und dadurch gefangene Insecten oder auch Fleischstückchen in Peptone umzuwandeln und zu verdauen (Drosera, Pinguicola).

Da die stickstoffhaltigen Nährstoffe immer nur in relativ geringen Mengen im Boden verbreitet zu sein pflegen, aber für die Landwirthschaft eine eminente Bedeutung haben, so richtet sich vielfach die Güte eines Bodens vornehmlich nach der Menge dieser Stoffe und die Zuführung von Nitraten ist eine der wichtigsten Bodenverbesserungen im landwirthschaftlichen Betriebe. Erzeugung von Proteïnstoffen, die in der Ernte jährlich dem Boden grosse Mengen Stickstoffverbindungen entziehen, ist ja eine der wichtigsten Aufgaben des Ackerbaues. Für den Wald tritt die Bedeutung dieser Nährstoffe desshalb zurück, weil im Holzkörper nur geringe Mengen von Proteïnstoffen abgelagert werden und die jährliche

Digitized by Google

Production an diesen Stoffen im Waldboden sowie die Zufuhr aus der Luft auch den Ansprüchen des grössten Waldzuwachses vollauf genügt. Eine Steigerung der Stickstoffnahrung würde wahrscheinlich nur auf die Grösse der Samenproduction und auf die Häufigkeit der Samenjahre von Einfluss sein, den Holzzuwachs aber nicht steigern. In dieser Beziehung ist es sehr wichtig, schon hier darauf hinzuweisen, was bei der Besprechung der Bedeutung der Reservestoffe noch näher ausgeführt werden soll, dass nämlich bei solchen Bäumen, deren Samenjahre nur nach längeren Ruhepausen wiederkehren, z. B. bei der Rothbuche, unmittelbar nach einem Mastjahre im Baume sich nur minimale Spuren von Stickstoff nachweisen lassen, während bis zum Eintritt des Samenjahres sich erhebliche Ueberschüsse an Stickstoff in demselben ansammeln. Unmittelbar vor einem reichen Samenjahre enthielt eine 150jährige Rothbuche in der Rinde 0,672 Procent der Trockensubstanz an Stickstoff.

Das Holz zeigte in den letzten 30 Jahresringen durchschnittlich 0,2 %, nach innen im älteren Holze nahm dieselbe etwas ab und betrug etwa 0,15 %. Wurzelholz ohne Rinde enthielt 0,294 % N. Astholz mit Rinde von 2—5 cm Durchmesser 0,546 %. Feines Zweigholz mit Rinde von 0,5—1 cm 1,232 %.

Im Allgemeinen ergab sich, dass der Aussensplint stickstoffreicher ist, als die centralen Theile, dass die oberen Baumtheile reicher an Stickstoff sind als die unteren und dass sowohl die Buchenrinde als auch das berindete Ast- und Zweigholz am reichsten an Stickstoff ist. Im Herbste eines Samenjahres zeigte eine aus demselben Bestande entnommene Rothbuche in Rinde und Holz kaum noch nachweisbare Spuren von Stickstoff; jene obigen Zahlen stellen also die Ueberschüsse an Stickstoffnahrung aus einer etwa 8jährigen Wachsthumsperiode dar. Da auch diese dem Walde nicht entnommen werden, sondern in dem zu Boden fallenden Samen demselben verbleiben, erscheint die zuvor ausgesprochene Ansicht über die Bedeutung des Stickstoffs für den Wald gerechtfertigt. Im Jugendalter ist der Stickstoffgehalt ein weit grösserer und beträgt z. B. bei 6jährigen Rothbuchen im Holze 0,63 %, in der Rinde 0,882 %, in einer 35jährigen Buche bei 4—5 m Höhe 0,220 %, in der Rinde 0,686 %, in einer 88jährigen Buche im Holze 0,182 % bei 1—11 m Höhe, dagegen in 15,9 m Höhe 0,210 %, in der Rinde 0,574 %.

Digitized by Google

Während man durch Feststellung der jährlichen Ernteerträge bei landwirthschaftlichen Culturpflanzen ziemlich genau berechnen kann, wie grosse Mengen von Stickstoff und anderen mineralischen Nährstoffen dem Boden entzogen werden, stellen sich einer gleichen Ermittelung für den Wald mancherlei Schwierigkeiten entgegen, unter denen besonders die Verschiedenheit der Aschenzusammensetzung und des Stickstoffgehaltes der Bäume vor und nach dem Eintritt eines Samenjahres zu berücksichtigen ist.

Unter den mineralischen Nährstoffen ist zunächst der Schwefel als ein zwar absolut nothwendiger, aber doch desshalb weniger wichtiger zu bezeichnen, weil sich fast überall genügende Mengen von schwefelsauren Salzen im Boden vorfinden. Als Bestandtheil der Eiweissstoffe fehlt der Schwefel keinem Pflanzentheile. Wir wissen, dass bei der Entstehung von Eiweiss aus Amiden, wie z. B. aus Asparagin, Schwefel in die Stickstoffverbindungen eintritt und umgekehrt bei der Umwandlung der Eiweissstoffe zu wanderungsfähigen Stickstoffverbindungen Schwefelsäure frei wird. Wie die höchst auffällige Zunahme des Schwefelsäuregehaltes bei unterdrückten Bäumen im Vergleich zu den dominirenden desselben Bestandes zu erklären ist, bleibt noch zu beantworten.

Die Phosphorsäure ist bekanntlich ein wesentlicher Bestandtheil des Protoplasmas, und da phosphorsaure Salze meist im Boden nur in geringen Mengen vorhanden sind und bei der Erziehung landwirthschaftlicher Culturgewächse leicht eine Erschöpfung an diesem Nährstoff eintreten kann, gehören phosphorsäurehaltige Düngemittel zu den wichtigsten Mitteln der Bodenverbesserung. Tritt auch für den Wald die Bedeutung der Phosphorsäure aus denselben Gründen, die wir bei dem Stickstoff besprochen haben, mehr zurück, so dürfte es doch kaum bezweifelt werden können, dass die Güte des Waldbodens in hohem Grade von dem Gehalt an Phosphorsäure bedingt wird. Der Phosphorsäuregehalt nimmt bei der Buche von der Peripherie nach innen zu schnell ab, was offenbar in Beziehung zu dem Gehalt an Reservestoffen steht, ebenso ist der Baumgipfel und das Ast- und Reisigholz weitaus phosphorsäurereicher, als der untere Baumtheil. Mit dem Samen geht naturgemäss ein grosser Theil der Phosphorsäure den Bäumen verloren.

Zu den unentbehrlichen Nährstoffen gehört auch das Kalium.

Digitized by Google

Dasselbe kommt in der Pflanze in Verbindung mit organischen und anorganischen Säuren vor. Es scheint, dass dasselbe in gewisser Beziehung zum Stärkemehl und Zuckergehalt der Pflanzentheile steht, da Zuckerrüben 5%, Kartoffeln 2,27% der Trockensubstanz an Kali enthalten. Im Holzkörper der Rothbuche steigt dagegen der Gehalt an Kali höchst auffallenderweise von der Peripherie des Stammes zum Centrum, so dass die innersten Holztheile am reichsten (je nach der Baumhöhe von 0,15 bis 0,3% der Trockensubstanz), die jüngsten, stärkemehlreichen Splintschichten am ärmsten daran sind (0,064—0,095%). Von unten nach oben dagegen steigt der Gehalt an Kali innerhalb desselben Jahrringes. Die Bodengüte hängt in sehr vielen Fällen vom Kaligehalte desselben ab, da Kalisalze in der Regel nicht sehr reichlich in demselben enthalten sind und eine Erschöpfung des Bodens an diesem Nährstoff leicht eintreten kann. In Form von schwefelsaurem und phosphorsaurem Kali oder als Chlorkalium wird das Kali dem Boden bei der Düngung zugeführt.

Wir haben schon bei der Besprechung der Zelle gesehen, dass der Kalk in äusserst kleinen Körnchen einen Bestandtheil der Zellwand bildet und in dieser Verwendung offenbar zur Festigung der Pflanze dient, dass auch im Zellinneren sich oftmals Krystalle von oxalsaurem Kalk abgelagert finden, und zwar besonders reichlich im Siebtheile der Gefässbündel. Die Rinde der Bäume ist desshalb so ungemein reich an Asche. Das Auftreten von Kalkkrystallen in der Nähe der Siebröhren hat zu der Annahme geführt, dass hier die Umwandlung der Amide in Eiweissstoffe oder überhaupt die Entstehung der Stickstoffverbindungen stattfinde und die schwefelsauren, salpetersauren und phosphorsauren Kalksalze hier zerlegt werden, wobei der Kalk durch Oxalsäure neutralisirt und als Secret ausgeschieden werde. Die Rinde der Rothbuche enthält in gleichen Mengen der Trockensubstanz das 40 bis 56fache an Kalk, wie der Holzkörper, und zwar enthält die Wurzelrinde nur etwa halb so viel wie die Stammrinde.

Im Holzkörper steigt der Kalkgehalt von der Peripherie zur Stammaxe, wenn auch nicht sehr erheblich, und ferner steigt der Kalkgehalt in demselben Jahresringe von unten nach oben. Er schwankt zwischen 0,079 bis 0,24% der Trockensubstanz. Es scheint, dass der Kalk bei der Wanderung und Verarbeitung der

Digitized by Google

Kohlenhydrate eine hervorragende Rolle spielt, die noch weiter aufzuklären ist.

Im Boden findet sich Kalk oftmals nur in sehr geringen Spuren als schwefelsaurer, phosphorsaurer und salpetersaurer Kalk oder er fehlt in diesen Verbindungen auch ganz. In grossen Mengen findet er sich sehr oft als kohlensaurer Kalk im Boden, doch giebt es auch viele Böden, die fast frei davon sind. In Verbindung mit Humussäure ist er dagegen sehr verbreitet in allen Culturböden. Da die Pflanzen grosse Mengen von Kalk nöthig haben, so kann leicht in einem Boden Mangel daran eintreten, und ist in solchen Fällen Kalkdüngung von grossem Nutzen.

Die Magnesia gehört ebenfalls zu den nie fehlenden, unentbehrlichen Nährstoffen der Pflanze, wenn sie auch in weit geringerer Menge in derselben auftritt, wie der Kalk. Die Rinde der Buche enthält nur etwa 2—5 mal soviel, wie der Holzkörper, und in diesem schwankt der Magnesiagehalt zwischen 0,038 und 0,153% der Trockensubstanz, und ist ebenfalls in dem oberen Baumtheil ein höherer, wie in dem unteren.

Das Eisen ist als nothwendig zur Bildung des Chlorophyllfarbstoffes erkannt, wenn es auch nicht ein Bestandtheil desselben bildet.

Daraus folgt schon die Unentbehrlichkeit des Eisens für alle selbständig assimilirenden Pflanzen. Nur sehr selten dürfte ein Boden vorkommen, der nicht genügende Mengen von Eisensalzen besässe.

Jede Pflanze enthält auch geringe Mengen von Chlor, und gehört dieser Stoff zweifellos zu den Nährstoffen der Pflanze, wenn es auch noch zweifelhaft erscheint, ob er für alle Pflanzen unentbehrlich ist. In Verbindung mit Natrium, Kalium u. s. w. findet sich Chlor in jedem Boden in reichlicher Menge.

Auch die Kieselsäure ist ein fast nie fehlender Bestandtheil des Pflanzenkörpers, von dem man aber nachgewiesen hat, dass er nicht absolut nothwendig für das Pflanzenleben ist. Wir wissen, dass die Kieselsäure bei vielen Pflanzen zum Schutz der Hautgewebe reichliche Verwendung findet und z. B. bei der Rothbuche in der Peridermhaut alter Bäume in grosser Menge auftritt. Es giebt Pflanzen, in denen der Kieselerdegehalt den grössten Theil der Asche ausmacht (so z. B. bei den Schachtelhalmen 66—97%).

Digitized by Google

Jeder Boden enthält genügende Mengen dieses Nährstoffes und zwar auch in Form löslicher Silicate.

Ganz allgemein verbreitet ist auch das Natron in den Pflanzen, doch scheint dasselbe für alle Pflanzen, selbst für solche, in denen grosse Mengen davon vorkommen, kein nothwendiger Nährstoff zu sein, vielmehr kann es durch Mehraufnahme anderer Nährstoffe ersetzt werden. Uebrigens sind Kochsalz und andere Natronsalze wohl in jedem Boden in reichlicher Menge vorhanden.

Es giebt nun noch einige Stoffe, die wir entweder nur in gewissen Pflanzen finden, wie Jod und Brom in den Meerespflanzen, oder die nur in sehr geringen Mengen in einzelnen Pflanzenarten aufgefunden sind, wie Aluminium, Mangan, Fluor, von denen hier nicht weiter gesprochen werden soll, da sie nicht zu den nothwendigen Nährstoffen der Pflanze gezählt werden können.

§ 35. Die Nährstoffaufnahme.

Wir haben bereits in § 33 kennen gelernt, auf welche Weise die Pflanze sich mit dem für Transpiration und Ernährung erforderlichen Wasserquantum versieht, und wissen ferner, wie der Bedarf an Kohlensäure und Sauerstoff bei den Processen der Assimilation und Athmung in das Innere der Pflanzen gelangt. Der Verbrauch dieser Stoffe in den Zellen hat ein Zuströmen derselben auf diosmotischem Wege zum Orte des Verbrauches zur Folge, behufs Ausgleichung des gestörten endosmotischen Gleichgewichts. Die mineralischen Nährstoffe sowie der Stickstoff werden von der Pflanze durch die Wurzeln aus dem Boden aufgenommen, und zwar im Bodenwasser gelöst, da die Natur der Pflanze die Aufnahme noch so feiner ungelöster Stoffe ausschliesst. Wir finden nun diese Nährstoffe im Boden theils im Bodenwasser gelöst und der Gefahr der Auslaugung durch das Wasser ausgesetzt, theils in einem an die Feinerde gebundenen Zustande, theils noch als Bestandtheile der Mineralien. Ein grosser Theil gerade der wichtigsten Nährstoffe wird vom Boden festgehalten, indem dieselben im gelösten Zustande von der Oberfläche der feinsten Erdtheilchen angezogen, absorbirt werden. Es gehören dahin Ammoniak, Phosphorsäure, Kali, Natron, Magnesium und viele organische Stoffe, denen gegenüber der Boden gleichsam eine filtrirende Eigenschaft

Digitized by Google

besitzt. Die Wurzelhaare und Wurzelzellen überhaupt zeigen nun die Eigenthümlichkeit, in inniger Berührung mit den Feinerdetheilchen diesen die absorbirten Nährstoffe zu entziehen, wobei die in den Zellhäuten der Wurzelzellen enthaltene Kohlensäure als Product der daselbst stattfindenden Athmungsprocesse, sowie organische, in der Wurzelzelle entstehende Säuren in Wirksamkeit treten.

Die Einwirkung der Wurzelzelle beschränkt sich aber nicht auf die Löslichmachung der absorbirten Nährstoffe, sondern sie schliesst auch neue Nährstoffe auf, insofern die festen Mineralien durch die ausgeschiedene Kohlensäure angegriffen und verwittert werden.

Die Wurzelhaare wirken hierbei ganz in derselben Weise, wie die Pilzfäden im Holzkörper der Bäume. Wo ein solcher der Zellwandung einer Holzfaser unmittelbar anliegt, löst er die unmittelbar darunter gelegenen Krystalle des oxalsauren Kalkes im Inneren der Wandung vollständig auf, so dass man nach dem Verschwinden des Pilzfadens noch deutlich den Verlauf desselben erkennen kann an den Fehlen der Körnchen oxalsauren Kalkes in der Zellwand (Fig. 16 Seite 31). Ebenso erkennt man an polirten Platten von Marmor, Dolomit, Magnesit und Apatit, die man auf den Boden eines Blumentopfes gelegt hat, später ganz deutlich den Verlauf der Wurzeln durch Auflösung dieser Mineralien in Berührung mit den Wurzeln.

Die Wurzelhaare nehmen also nicht allein im Bodenwasser gelöste Nährstoffe in sich auf, sondern sie entziehen auch die schon aufgeschlossenen, aber von der Feinerde absorbirten mineralischen Nährstoffe dem Boden, sie veranlassen endlich die Verwitterung der Gesteine und schliessen damit die in ihnen enthaltenen mannigfachen Mineralstoffe auf. Hierbei werden sie unterstützt durch die im Boden enthaltene Kohlensäure und durch die im Regenwasser enthaltene Salpetersäure. Im Urwaldzustande, wenn dem Boden nichts entzogen wird, muss dieser immer reicher an löslichen und absorbirten Nährstoffen werden, im geregelten Forstbetriebe wird dem Boden in der Regel nicht mehr an Mineralnährstoffen entzogen, als gleichzeitig neu aufgeschlossen werden, in sehr kurzem Umtriebe, in ständigen Saat- und Pflanzenbeeten, oder bei Entnahme der Streu geht dem Boden mehr an Nährstoffen

Digitized by Google

verloren, als gleichzeitig erzeugt werden, und der Boden verarmt. Dasselbe geschieht beim Raubbau in der Landwirthschaft. Wird im Walde durch plötzliche Lichtstellung des Bodens die Humuszersetzung beschleunigt, und damit der in den Humusstoffen enthaltene Vorrath an disponiblen Mineralnährstoffen schnell flüssig gemacht, dann wird vorübergehend die Fruchtbarkeit des Bodens bedeutend gesteigert, bis die Vorräthe aus früherer Zeit verzehrt worden sind.

Der Thätigkeit niederer Pflanzen, besonders der Moose und Flechten, ist es zuzuschreiben, wenn sich die Oberfläche der Gesteine nach und nach lockert und mit einer Erdschicht bekleidet, in welcher auch höher entwickelte Pflanzen zu vegetiren vermögen.

Die Menge der aufgenommenen Nährstoffe hängt zunächst von der Pflanzenart ab. Es giebt Pflanzen, welche dem Boden viel mehr Nährstoffe entziehen, als andere. So entzieht z. B. die Fichte auf gleichem Standorte mit der Rothbuche dem Boden an Rohasche im geschlossenen Bestande mehr als die letztere. Im 50jährigen Alter beträgt das Verhältniss der Production zwischen Fichte und Buche an Holzvolumen 2,78 : 1, an Trockensubstanz 1,8 : 1, an Rohasche 1,28 : 1. Aus diesen Zahlen geht hervor, dass die Fichte dem Boden mehr Nährstoffe entzieht, als die Rothbuche, und dass sie mit einem bestimmten Quantum von Mineralnährstoffen mehr Holzproduction zu erzeugen vermag, als die Rothbuche. Zur Erzeugung eines Theils Buchenholz ist mehr Asche nothwendig, als zur Erzeugung desselben Quantums Fichtenholz.

Die Menge der von der Pflanze aufgenommenen Nährstoffe wird aber auch bestimmt von der Möglichkeit des Verbrauches derselben, und ist somit bedingt von der Grösse der Blattoberfläche und den auf diese einwirkenden Lichtstrahlen; sie hängt endlich auch von der Nährkraft des Bodens, d. h. von den Vorräthen an leicht aufnehmbaren Nährstoffen desselben ab; sie ist dagegen mehr oder weniger unabhängig von der Transpirationsgrösse der Pflanze.

Wir wissen, dass aus sehr verdünnten Nährlösungen eine Pflanze die Nährstoffe an sich zieht und schliesslich die Lösung fast ganz ihres Nährstoffgehaltes beraubt, dass andererseits aus einer Lösung, welche sehr reich an Nährstoffen ist, stark transpirirende Pflanzen verhältnissmässig mehr Wasser entziehen, so dass die Lösung immer concentrirter wird; wir wissen aber

Digitized by Google

auch, dass Pflanzen in sehr feuchter Luft verhältnissmässig wenig Wasser transpiriren, aber doch reichlich Nährstoffe aufnehmen, dass also kein Parallelismus zwischen Wasserverdunstung und Nährstoffverbrauch besteht.

Auf einem armen, aber wasserreichen Boden verdunsten die Pflanzen bei reichlicher Blattentfaltung und Lichtwirkung viel Wasser, ohne entsprechend grossen Zuwachs zu zeigen, während sie auf mehr kräftigem Boden bei geringerer Blattfläche und Verdunstungsgrösse mehr produciren, als jene. Wird ein Baum, dessen Krone und Lichtgenuss unverändert bleibt, durch plötzliche Aufschliessung der Nährstoffvorräthe des Bodens besser ernährt, so kann sein Zuwachs sich verdoppeln, ohne dass die Transpiration sich steigert, und umgekehrt kann ein übermässig voll belaubter Baum durch Ausästung und Reducirung der verdunstenden Blattoberfläche auf die Hälfte des bisherigen ohne jede Zuwachsverminderung weiter wachsen, wenn zuvor die Nährstoffe des Bodens nicht ausreichten, die volle Krone mit Nährstoffen reichlich zu versorgen. Wir sehen aus diesen Beispielen, dass die Grösse der Wasseraufnahme von der Verdunstungsgrösse, und in zweiter Linie, wie wir früher zeigten, auch von dem Wassergehalte des Bodens abhängt, dass die Grösse der Nährstoffabnahme davon unabhängig ist und von dem Bedarf der Pflanze sowie von der Leichtigkeit bedingt wird, mit welcher die Bewurzelung Nährstoffe aufzunehmen im Stande ist.

Die Aschenanalysen belehren uns, dass die verschiedenen Pflanzenarten nicht nur quantitativ verschieden grosse Ansprüche an die Nährstoffe des Bodens erheben, sondern auch ein Wahlvermögen besitzen, durch welches sie befähigt werden, von den sich ihnen im Boden darbietenden Nährstoffen solche auszusuchen, welche dem Bedarf der Pflanzenart entsprechen, und zwar in einem für die verschiedenen Pflanzenarten oft sehr abweichenden procentualischen Verhältnisse. Es lässt sich dies nur dadurch erklären, dass die Pflanze genau in demjenigen Verhältnisse die einzelnen Nährstoffe aus dem Boden in sich aufnimmt, in welchem diese in ihr zur Verwendung kommen. Gewisse Nährstoffe können sich dabei allerdings theilweise gegenseitig vertreten, d. h. auf dem einen Boden enthält eine Pflanze mehr Kali, auf dem anderen mehr Kalk. Dies wird begreiflich, wenn man berücksichtigt, dass

Digitized by Google

diese Stoffe, wenigstens zum Theil, nur dazu dienen, andere wichtige Nährstoffe, wie Phosphorsäure, Salpetersäure oder Schwefelsäure in Form von Salzen in die Pflanze zu transportiren, um dann nach Abgabe derselben etwa als Secret abgelagert zu werden. Je nachdem die genannten Säuren im Boden nun in Verbindung mit diesem oder jenem Mineralstoff auftreten, wird der eine oder andere in grösserer Menge zur Aufnahme gelangen.

§ 36. Umwandlung der Nährstoffe zu Bildungsstoffen.

Es wurde schon S. 172 gezeigt, was wir von dem Processe der Assimilation in den chlorophyllhaltigen Zellen wissen, und dass wahrscheinlich durch Abspaltung von Sauerstoff zunächst ein Formaldehyd und durch Zusammentreten von sechs Theilen desselben Traubenzucker gebildet werde. Als solcher wandert die neugebildete organische Substanz aus den Zellen zu den Theilen der Pflanze hin, in welchen dieser Stoff direct oder nach vorgängigen weiteren Umwandlungen Verwendung findet. Erfolgt der Assimilationsprocess schneller, als der Traubenzucker abzuströmen vermag, dann nimmt derselbe nach Abspaltung von einem Molecül Wasser die Form von Stärke an, die sich im Chlorophyllkorn selbst ablagert. In einzelnen Fällen tritt anstatt Stärkemehl auch wohl fettes Oel auf. Im Dunklen findet wieder eine Umwandlung zu Traubenzucker statt, der allmälig aus der Zelle fortströmt. Wird dagegen bei andauernder Assimilation das Abströmen des Traubenzuckers verhindert, dann häuft sich zuweilen die Stärke in abnormer Menge im Blattzellgewebe an. Die Nadeln der Fichte werden von verschiedenen parasitischen Pilzen befallen. Wird der Siebtheil des Gefässbündels nahe der Basis der Nadel durch das Pilzmycel getödtet, so füllen die Assimilationsproducte das Gewebe der Nadel so vollständig mit Stärkemehl an, dass sie fast wie ein Getreidekorn mit Mehl erfüllt ist.

Ebenso leicht wie schon im Chlorophyllkorn eine Umwandlung von Traubenzucker zu Stärke oder zu fettem Oel und umgekehrt stattfindet, kann auch in anderen Pflanzentheilen eine Umwandlung der Stoffe erfolgen und zwar zunächst der Kohlenhydrate, d. h. der Zuckerarten, der Stärke, der Cellulose und des Inulin. Auch die Umwandlung dieser Stoffe in fette Oele erfolgt mit grosser

Digitized by Google

Leichtigkeit, wie aus dem Auftreten derselben im Innern der Pilzzellen sowie in den Samenkörnern zu ersehen ist.

Wir haben gesehen, dass die Production organischer Substanz bei der Assimilation abhängig von der Zufuhr anorganischer Nährstoffe aus dem Boden ist. Man darf dies schon aus dem Umstande schliessen, dass die Blätter zur Zeit der Assimilationsthätigkeit sehr reich an Aschenbestandtheilen sind. In welcher Weise die letzteren aber die Vorgänge der Assimilation beeinflussen, nachdem wir wissen, dass das zunächst entstehende Product derselben Zucker beziehungsweise Stärkemehl ist, darüber fehlt uns jede Vorstellung. Selbst die Vorgänge, durch welche aus dem Zucker durch Aufnahme von Stickstoff Amide und aus diesen durch Aufnahme von Schwefel Eiweissverbindungen entstehen, sind noch sehr wenig aufgeklärt. Dass die Salpetersäure oder der Ammoniak nicht erst bis zu den assimilirenden Blättern emporzusteigen nöthig haben, um verbraucht zu werden, scheint sicher zu sein. Wir wissen ja, dass Pilze aus Zucker und salpetersauren und schwefelsauren Salzen Eiweiss bilden können.

Es ist auch bei sehr vielen Pflanzen nachgewiesen, dass dieselben nur in den jüngsten Wurzeln Salpetersäure enthalten, woraus man geschlossen hat, dass dieselbe schon dort zur Bildung von organischen Stickstoffverbindungen verwendet werde.

Bei anderen Pflanzen findet sich die Salpetersäure im ganzen Pflanzenkörper verbreitet, woraus aber nicht der Schluss gezogen werden kann, dass dieselbe zu den Blättern emporsteigen müsse, um hier verwendet zu werden, vielmehr dürfte bei ihnen die Bildung des Asparagins oder eines anderen Amidostoffes in jedem Pflanzentheile möglich sein. Die Entstehung der Eiweissstoffe aus den Amiden scheint aber wenigstens vorzugsweise im Siebtheile der Gefässbündel stattzufinden. Die grosse Menge der in der Rinde zur Ablagerung kommenden Kalkkrystalle lässt die Annahme berechtigt erscheinen, dass hier der Ort sei, wo den Kalksalzen die Schwefelsäure, die ja nothwendig zur Constitution des Proteïns ist, entzogen werde. Möglich wäre es, dass hier auch die Ausscheidung der Phosphorsäure aus ihrer Verbindung mit dem Kalk erfolgt.

Die grosse Menge von Proteïnstoffen, die wir in den Siebröhren antreffen, ferner das Auftreten kleinkörniger transitorischer

Digitized by Google

Stärke in ihnen, die sich auch in den benachbarten Parenchymzellen der Basthaut findet und das Material zur Eiweissbildung zu liefern scheint, sprechen für jene Annahme.

Es giebt mancherlei Wachsthumserscheinungen, die darauf hindeuten, dass nicht alle von den Wurzeln aufgenommene Nährstoffe zunächst zu den Blättern emporsteigen müssen, um dann etwa gemeinsam mit der dort erzeugten organischen Substanz im Siebtheile der Gefässbündel abwärts oder dahin zu wandern, wo Wachsthumsprocesse stattfinden, dass vielmehr gewisse Nährstoffe schon in den Wurzeln oder in unteren Stammtheilen zur Verwendung kommen, vorausgesetzt, dass von oben her Zucker zuströmt, der nur in den grünen Blattzellen entstehen kann.

So sehen wir z. B., dass eine plötzliche Steigerung der Nährstoffaufnahme durch die Wurzeln bei den Bäumen eine vorzugsweise auf die untersten Schafttheile und auf die Wurzeln beschränkte gewaltige Zuwachssteigerung herbeiführt. Man kommt bei dieser Erscheinung auf den Gedanken, dass die vermehrte Nährstoffzufuhr hier eine gesteigerte Production von Stickstoffverbindungen und in Folge dessen eine erhöhte Zuwachsthätigkeit im Cambiumringe zur Folge gehabt habe. Auch der Umstand, dass diejenigen Wurzeln einer Pflanze, welche sich in einer nahrkräftigeren Bodenschicht entwickeln, als andere Wurzeln derselben Pflanze, auch viel kräftiger sich entwickeln, lässt sich nicht wohl anders erklären, als durch die Annahme, dass die aufgenommenen Nährstoffe wenigstens theilweise schon in der Wurzel einen günstigen Einfluss auf deren Wachsthum ausüben. Besonders auffällig tritt das an solchen Bäumen hervor, die an steilen Hängen erwachsen sind. Die Kronenentwicklung ist oft auf der Hangseite eine weit üppigere desshalb, weil die dem Berg zugekehrte Kronenseite von den höher stehenden Bäumen des Bestandes stark beschattet wurde.

Obgleich man nun annehmen sollte, dass der Zuwachs des Stammes durch die abwärts wandernden Bildungsstoffe auf derselben Seite auch der grössere sei, zeigt sich, dass wenigstens im unteren Stammtheil die Bergseite weit mehr begünstigt ist. Das kann doch nur die Folge davon sein, dass die auf dieser Seite entspringenden Wurzeln aus dem Boden besser ernährt werden, da sie tiefer in denselben eindringen, als die meist flach liegenden Wurzeln, die an der Hangseite des Baumes entspringen.

Digitized by Google

Die durch den Process der Assimilation entstandenen Kohlenhydrate und Fette sowie die durch Aufnahme von Stickstoff entstandenen Amide und Eiweissstoffe bezeichnet man als die Bildungsstoffe der Pflanze, aus denen durch weitere Processe des Stoffwechsels einestheils die Zellen gebildet werden mit ihren so mannigfach verschiedenen Pflanzenstoffen, die wir bereits kennen gelernt haben, die aber auch das Material liefern zur Erzeugung der vielfachen Secrete, die als Nebenproducte bei den Processen des Wachsthums entstehen und niemals wieder zur Zellbildung verwendet werden.

Schliesst man diese Secrete, die wir ja schon ausführlich besprochen haben, von der Betrachtung aus, so bezeichnet man diejenigen Bildungsstoffe, welche noch nicht zum definitiven Zellbau Verwendung gefunden haben, auch als Baustoffe der Pflanze.

§ 37. Die Wanderung der Bildungsstoffe.

Die bei der Assimilation entstandenen Bildungsstoffe wandern aus den chlorophyllhaltigen Zellen zu den Pflanzengeweben hin, wo dieselben entweder zur Zellbildung verbraucht oder für künftige Zeiten reservirt werden sollen. Zweifelsohne spielen die Diffusionskräfte die grösste Rolle bei der Bewegung der Stoffe in den Pflanzen, insofern die Störung des endosmotischen Gleichgewichtes ein Zuströmen derselben zu den Orten des Verbrauches, ein Abfliessen von den Orten der Erzeugung zur Folge haben muss. Wird also in den Wurzeln zur Ernährung des Cambiummantels Zucker oder Stickstoffnahrung verwendet, so müssen dorthin Bildungsstoffe strömen und zwar von den Geweben her, die an Zucker reicher sind, als die Gewebe, in denen Zucker zur Zellhautbildung u. s. w. verbraucht worden ist.

Wird in den chloryphyllhaltigen Zellen Zucker erzeugt, so wird dieser abströmen müssen zu den Gewebstheilen, welche weniger reich an Zucker sind. Dieser Process geht naturgemäss langsam von Statten und wenn bei lebhafter Assimilation mehr Zucker erzeugt als fortgeleitet wird, so sammelt sich, wie wir wissen, der Ueberschuss in Form von Stärke im Chlorophyllkorn vorübergehend an, um bei Nacht, wenn die Zuckerproduction ganz aufhört, das Fortströmen aber nicht unterbrochen wird, allmälig zu verschwinden.

Digitized by Google

Es ist aber leicht zu erkennen, dass diese Diffusionskräfte allein nicht genügen, um alle Erscheinungen zu erklären, die bei der Wanderung der Bildungsstoffe zu beobachten sind, dass vielmehr noch andere Kräfte eine Rolle dabei spielen. Zunächst wird die Turgescenz der parenchymatischen Zellen einen Druck ausüben können auf die Wände der Siebröhren und anderer Organe, der zur Folge hat, dass der Inhalt dahin strömt, wo ein geringerer Gegendruck erfolgt. So erklärt sich wahrscheinlich die kräftige Ernährung der Cambialzellen in der Nähe eines Wundrandes, die zur Entstehung des Ueberwallungswulstes führt. Hier kommt der Druck der äusseren Hautgewebe ganz besonders zur Geltung. Es ist auch anzunehmen, dass die Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung und Bewegungsgeschwindigkeit einen Einfluss ausübt. Aus der Darstellung der Erscheinungen wird sich die Schwierigkeit der Beantwortung dieser Frage ergeben.

Der im Mesophyll der Blätter entstandene Zucker wandert in den leitenden Gefässbündeln und zwar in dem Basttheil derselben abwärts, um durch den Blattstiel in den Basttheil der Sprossaxen zu gelangen. Wahrscheinlich ist es ausschliesslich das Bastparenchym, welches der Zuckerleitung dient, doch betheiligen sich daran vielleicht auch die Parenchymzellen der Aussenrinde. Bei den Holzgewächsen, welche keine markständige Sieborgane besitzen, findet eine Leitung des Zuckers in Markkörper nicht statt. Wenn von einigen Physiologen überhaupt geleugnet wird, dass der Siebtheil der Gefässbündel zur Leitung der Bildungsstoffe dient, so erhellt die Irrigkeit dieser Ansicht schon aus der Thatsache, dass bei älteren Bäumen die Rinde durch Borkebildung verloren geht und mithin nur die aus den Organen des Siebtheiles bestehende lebende Innenrinde der Stoffleitung zur Verfügung steht.

Zweifellos ist, dass die Siebröhren bei der Leitung der Bildungsstoffe mitwirken, und nicht nur der Aufspeicherung und Bildung der Eiweissstoffe dienstbar sind, dass sie vielmehr diese Stoffe leiten. Der Umstand, dass dieselben zur Zeit der Vegetationsthätigkeit offene Siebtipfel haben, durch welche Eiweiss hindurchwandern kann, ohne zuvor in Amide umgesetzt zu werden, spricht für die Fähigkeit der Eiweissleitung; auch kommt noch hinzu, dass, wie wir weiter unten sehen werden, die Leitung der

Digitized by Google

Bildungsstoffe an die Längsrichtung der Siebröhren gebunden und nur sehr schwer aus dieser Richtung zu verdrängen ist.

Bevor wir prüfen, in welcher Richtung die Bildungsstoffe im Siebtheile zu wandern vermögen, muss aber zuvor festgestellt werden, ob und in wie weit die Bildungsstoffe auch im Holztheile der Gefässbündel nach abwärts zu wandern vermögen. Die oft wiederholten Ringelungsversuche sind zweifellos beweiskräftig, wenn sie auch unbegreiflicherweise immer wieder unberücksichtigt bleiben.

Vielleicht der interessanteste und beweiskräftigste Ringelungsversuch ist von mir beschrieben[1]), und will ich hier in der Kürze auf die Hauptergebnisse hinweisen. Eine 118jährige Kiefer, welche sich bei 4,5 m über dem Erdboden in zwei annähernd gleiche Stämme gabelte, (Fig. 91) wurde 18 Jahre vor der Fällung an dem einen Gabelstamme etwa 3 m oberhalb der Gabelstelle ringsherum von Rinde entblösst, wie dies nebenstehende Figur zeigt. Bei der Fällung waren die Kronen beider Stämme völlig gesund und die Benadelung des geringelten Stammes erschien nur bedeutend lichter und schwächer, als die des anderen Stammes. Die Untersuchung ergab, dass unterhalb der Ringelstelle der Zuwachs fast ganz aufgehört hatte in demjenigen Theile, welcher in der Figur dunkel gehalten ist. Nur die allmälig in Borke übergehende Basthaut hatte Spuren von Baustoffen an die Cambialschicht abgegeben, so dass sich einige Jahresringe von minimaler Breite gebildet hatten. In der Wurzel war jeder Zuwachs erloschen, weil dort der Process der Borkebildung so langsam fortschreitet, dass im Verlauf der letzten 18 Jahre keine verwerthbaren Baustoffe disponibel wurden. Im unteren Stammtheile zeigten sich stellenweise zwei Ringe von je 2 Tracheidenbreite, weiter nach oben war die Zahl der Ringe eine grössere und entsprechend die Safthaut dünner, ja bis zu geringer Entfernung unterhalb der Ringstelle war die ganze lebende Basthaut in Borke verwandelt und hatte die bei diesem Processe aus den lebenden Zellen auswandernden Baustoffe an das Cambium abgegeben.

---

[1]) Forst- und Jagdzeitung, November und December 1889. Ein kurzer Bericht in dem Sitzungsberichte des Botan. Vereins in München v. Januar 1890. (Bot. Centralblatt.)

Digitized by Google

Dieser Versuch bestätigt das längst und häufig Erwiesene, dass die in der Krone der Bäume erzeugten Bildungsstoffe nicht im Holzkörper abwärts zu wandern vermögen, sondern nur in der Basthaut, und wenn für eine grössere Anzahl von Pflanzen nachgewiesen worden ist, dass eine Leitung der Bildungsstoffe abwärts auch nach Entfernung der Saftthaut eintrat, so hat man erkannt, dass dies solche Pflanzen sind, welche auch markständige Siebtheile besitzen, wie z. B. die Cucurbitaceen.

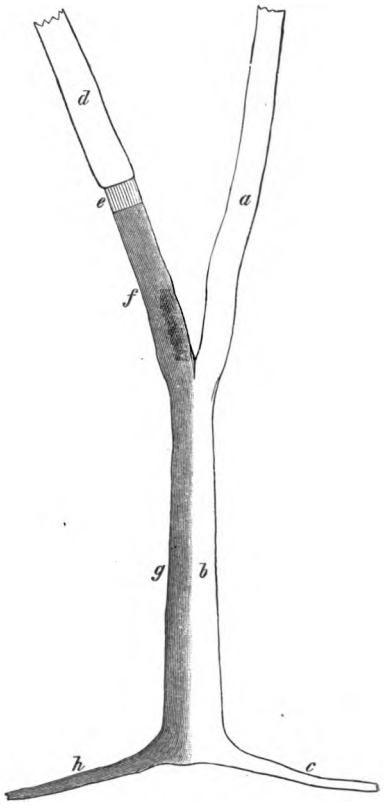


Fig. 91.

Schematische Darstellung einer 118jährigen Kiefer, welche in 4,5 m Höhe gegabelt und vor 18 Jahren bei e bis auf den Holzkörper geringelt wurde. Ein Zuwachs zeigte sich in der Folge nur bei a b c und d, wogegen f g h zuwachslos blieb, soweit als die Figur dunkel gehalten ist.
1/100.

Grössere Schwierigkeiten bietet die Klarstellung der Erscheinungen, die sich auf die Bewegungsrichtung der Bildungsstoffe innerhalb der Siebhaut beziehen. Handelt es sich um annuelle, krautartige Pflanzen und um junge Triebe der Holzgewächse, so dürfte die Bewegung der Bildungsstoffe im Parenchym der Innen- und Aussenrinde, wohl auch des Markkörpers, nach aufwärts als möglich zuzugestehen sein in dem Sinne, dass die in den unteren Blättern erzeugten Stoffe, auch ohne zuvor in den Holztheil der Gefässbündel überzutreten, direct zu den wachsenden, höher gelegenen Sprosstheilen zu wandern vermögen. Bei mehrjährigen Sprossen der Holzgewächse bemerken wir aber, dass die Bildungsstoffe im Siebtheile immer nur nach abwärts wandern und nur dann eine seitliche Richtung einschlagen können, wenn sie hierzu durch äussere Verhältnisse gezwungen werden. Ohne solche ist die

Digitized by Google

Seitwärtsbewegung der Bildungsstoffe innerhalb der Siebhaut eine minimale. Die in dem Stamm a der Gabelkiefer (Fig. 91) erzeugten Bildungsstoffe wanderten in der Siebhaut abwärts und ernährten das Cambium des Stammes a b und die Wurzel c, aber sie waren absolut wirkungslos für die Stammtheile f g und die Wurzel h, obgleich sicherlich hier der denkbar grösste Mangel an Bildungsstoffen in der Cambialregion vorhanden war. Diese haben sich also nicht von der Seite b nach g hin bewegt, noch viel weniger aber sind sie

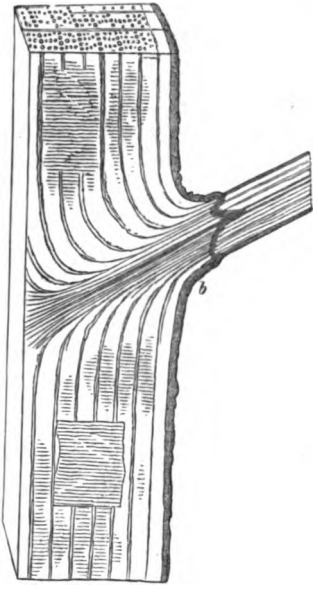


Fig. 92.

Eiche mit natürlich abgestorbenem Seitenzweige, der an der Basis b vom Hauptstamm aus ernährt wird.

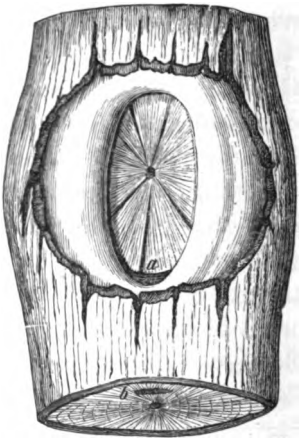


Fig. 93.

Eichenastwunde, welche noch nicht völlig überwallt ist.

in der Siebhaut aufwärts nach f gewandert. Im Laufe der Jahre hat nur eine allmälig vorschreitende Ernährung der Seite g von b aus stattgefunden, so dass die cambiale Thätigkeit von der Baumseite b aus zu beiden Seiten etwa um Handbreite nach der Seite g vorgerückt war. Eine von der Längsrichtung der Leitungsorgane abweichende Bewegung der Bildungsstoffe beobachtet man ganz allgemein an der Basis der Aeste und Zweige, die vom Stamm aus auf einen oder wenige Centimeter Entfernung hin ernährt werden.

Digitized by Google

Daher kommt es, dass ein beim natürlichen Verdämmungsprocesse absterbender Zweig nicht bis zur Basis abstirbt (Fig. 92), wodurch das Einwachsen todter Zweigtheile in den Stamm verhindert wird, da bis zu dem Zeitpunkte, in welchem der todte Theil von selbst abfällt, der Hauptstamm sich nur um die Länge der von ihm aus ernährten Zweigbasis verdickt zu haben pflegt. Selbst bei lebenden, aber schlechtwüchsigen Zweigen und Aesten schwillt aus demselben Grunde deren Basis in der Regel stark an. Bei Aestungen lebender Zweige ist es desshalb auch nothwendig, dass man keinen längeren Stummel stehen lässt, sondern den Schnitt nahe am Stamme durch den Astwulst führt, in welchem die Ueberwallung der Wunde am schnellsten erfolgt. Hier findet nicht allein eine seitliche Ernährung vom Stamme aus statt, die ja schon bei einem handlangen Aststummel nicht mehr nahe der Wundfläche zu beobachten ist, sondern es wird auch durch den Rindendruck eine Zufuhr der Nährstoffe zum Wundrande, an dem der Rindendruck sehr vermindert ist, beschleunigt, so dass das Cambium durch erhöhte Zelltheilungsthätigkeit einen Callus zu erzeugen im Stande ist (Fig. 93).

Wenn man bei einem drehwüchsigen Stamme schon äusserlich erkennt, dass die von einem starken Aste ausgehenden Bildungsstoffe einen örtlich erhöhten Zuwachs herbeiführen, der den Drehungswinkel der Organe äusserlich erkennen lässt, so bleibt weiterhin zu untersuchen, ob nicht die Thatsache, dass an Bäumen mit einseitig entwickelter Krone, wie solche sich besonders an Bestandesrändern vielfach finden, der grösste Zuwachs keineswegs immer an derselben Seite, sondern in verschiedener Baumhöhe an verschiedenen Seiten des Schaftes zu finden ist, ebenfalls aus der Drehwüchsigkeit der Bäume zu erklären ist. Es wäre wohl denkbar, dass auch Einwirkungen von aussen, z. B. die verschiedenen Wärmeeinwirkungen auf die Rinde insolirter Bäume, die Excentricität der Jahrringbildung, d. h. die Bewegungsrichtung der Bildungsstoffe beeinflussen.

Man kann die Seitwärtswanderung der Bildungsstoffe erzwingen einmal durch Druck, sodann durch Verletzungen, und endlich durch örtliche Tödtung des Rindengewebes. Wenn z. B. der Stengel des Gaisblattes, Lonicera Periclymenum, einen Baum spiralig umwindet, so tritt nach wenigen Jahren, nachdem der Baum dicker geworden ist, ein passiver Druck auf dessen Rindenkörper ein, und nun

Digitized by Google

müssen die Bildungsstoffe ihre senkrechte Bewegungsrichtung aufgeben und oberhalb des Gaisblattstammes in spiraliger Richtung abwärts wandern (Fig. 94). Dabei ist aber zu bemerken, dass sofort auch die neu entstehenden Leitungsorgane dieselbe veränderte Richtung annehmen, so dass in der That sehr bald die Stoffe wieder in der Längsrichtung der Organe sich bewegen können.

Fig. 94.

Eichenstamm von Lonicera Periclymenum umwachsen und entrindet. Der Stamm des Gaisblattes ist bei d c und b sichtbar. Der neue Holzkörper f hat spiraligen Verlauf angenommen und unterhalb des eingewachsenen Gaisblattstammes hat jeder Zuwachs aufgehört e.

Die Seitwärtswanderung erfolgt auch nur in dem Grade, der nöthig ist, um die Leitung der Stoffe nach abwärts zu vermitteln, denn die in gleicher Stammhöhe liegenden, entfernteren Cambialregionen (e) bleiben völlig ohne Nahrung, und der Zuwachs hört desshalb unterhalb des Gaisblattstammes wohl vollständig auf. Auch Verwundungen, durch welche der Rindenkörper bis zum Holze stellenweise entfernt wird, zwingen die abwärts wandernden Bildungsstoffe, insoweit sie nicht zur Callusbildung am oberen Wundrande verwendet werden, seitlich um die Wunde herumzuwandern. Dasselbe tritt ein nach Tödtung der Rinde, sei es durch Quetschung, Frost oder parasitische Organismen. Es entstehen dadurch die wulstartigen Verdickungen in der Umgebung der Krebstellen.

Noch seltener tritt eine Wanderung der Bildungsstoffe in der Siebhaut aufwärts ein, und zwar, wie es scheint, nur dann, wenn ein verminderter Druck die Stoffe zur Aufwärtsbewegung veranlasst. An dem gegabelten Kieferstamm (Fig. 91) hört jeder Zuwachs von der Ringelstelle abwärts bis zur Gabel auf. Ringelt man einen Ast in gewisser Entfernung von der Basis, so hört sein Zuwachs zwischen Stamm und Ringwunde auf, weil die Bildungsstoffe in der Siebhaut vom Hauptstamm aus nicht aufwärts wandern. Ringelt man eine junge Kiefer zwischen je zwei Quirlen, etwa in

Digitized by Google

der Mitte der Längstriebe, so hört der Zuwachs oberhalb jedes Quirles bis zur Ringelstelle auf. So erklärt es sich auch, dass ein blattloser Ast oder Zweigstutz zuwachslos bleibt und bald abstirbt. Nur sehr selten, so z. B. bei den Stocküberwallungen der Tanne und anderer Holzarten erfolgt eine Ueberwallung der Schnittwunde, vielleicht desshalb, weil die Bildungsstoffe durch Rindendruck und Gewebspannung zum Wundrande hingedrückt werden.

Die wenigstens bei älteren Bäumen nur in der Basthaut, bei jüngeren Sprossaxen in beschränktem Grade wahrscheinlich auch im Rinde- und Markparenchym wandernden Bildungsstoffe dienen nun zum weitaus grössten Theile schon in dem Jahre, in dem sie entstanden sind, zum Wachsthum der Pflanze. So ernähren dieselben den Cambiumring und vermitteln das Dickenwachsthum desselben, sie ermöglichen die Entwicklung der Wurzeln, gelangen aber auch durch Vermittlung der Markstrahlen in den Holztheil der Gefässbündel, vermengen sich hier mit dem aufwärts strömenden Wasser und gelangen zu den wachsenden Trieben, Blüthen und Früchten, um hier die Ausbildung derselben zu vermitteln, aber auch in Form von Reservestoffen in letzteren abgelagert zu werden. Bei dieser Wanderung nimmt der Zucker sehr oft vorübergehend die Gestalt kleinkörniger Stärke an, die als transitorische Stärke bezeichnet wird und entweder zur Umbildung in Stickstoffverbindungen Verwendung findet oder sich wieder zu Zucker umwandelt und weiter wandert, oder zur weiteren Ausbildung gewisser Gewebstheile gleichsam im Vorrath aufgespeichert wird. So findet man sehr oft reichliche Stärkemengen in der Nähe der Gefässbündel und insbesondere da, wo es sich um die Ausbildung der Bastfasern zur Festigung der Gewebe handelt, und die mit Stärkemehl erfüllten Gewebspartien hat man als Stärkescheiden bezeichnet.

Ein nach Pflanzenart grösserer oder geringerer Antheil der Bildungsstoffe wandert aber auch in die perennirenden Theile, um hier als Reservestoff entweder bis zum nächsten Jahre oder insbesondere bei den Bäumen oft viele Jahre lang zu ruhen und die Pflanze zu befähigen, sich im nächsten Jahre mit neuen Assimilationsorganen zu versorgen und die Wachsthumsthätigkeit derselben einzuleiten oder aber nach längeren Ruheperioden reiche Samenernten zu ermöglichen. Ueber die Verwendung dieser und

Digitized by Google

die Wege, welche die Bildungsstoffe dabei einschlagen, werden die folgenden Paragraphen das Nöthige lehren.

§ 88. Reifen und Keimen der Samen.

Sehen wir nun zuerst, was mit denjenigen Baustoffen geschieht, welche zu den Blüthen und Früchten aufwärts wandern, so ist bekannt, dass, nachdem im Embryosack die Befruchtung der weiblichen Eizelle stattgefunden hat, das erste Entwicklungsstadium des neuentstandenen Pflanzenindividuums beginnt, dass sich die weibliche Eizelle nach Ausbildung einer eigenen Zellwandung früher oder später durch Zelltheilung zu einem oft nur aus wenigen Zellen bestehenden Zellfaden entwickelt, an dessen dem Eimunde entgegengesetzten Ende die Kopfzelle zu dem jungen Embryo heranwächst. Bei den Gymnospermen finden zuvor noch Zelltheilungsprocesse statt, aus denen oft je 4 Embryonalschläuche mit je einem jungen Embryo hervorgehen. Stets kommt aber nur ein Embryo im Nadelholzsamen zur Entwicklung, der oft genug dadurch nicht zur Keimung gelangen kann, dass er an der Spitze des Embryonalschlauchs sich umkippt und nun nicht das Würzelchen, sondern der Kopf, d. h. die Spitze der Samenlappen bei der Keimung aus dem Samen hervortritt.

Das Pflänzchen wird in seinem frühesten Jugendstadium von der Mutterpflanze ernährt, indem diese ein zartes, als Endosperm bezeichnetes Zellgewebe im Innern des Embryosackes ausbildet, in welchem der Embryo gleichsam eingebettet liegt. Sehr oft wird dieses Gewebe ganz und gar wieder aufgezehrt durch den wachsenden Embryo, in anderen Fällen dagegen erhält sich das Endosperm bis zur Reife des Embryo, um später beim Keimungsprocess dem Embryo zur Ernährung zu dienen.

In seltenen Fällen bildet sich auch das Zellgewebe des Knospenkerns zu einem Nährgewebe um, in welchem von der Mutterpflanze Reservestoffe niedergelegt werden, um das junge Pflänzchen im zweiten Lebensstadium, d. h. zur Zeit der Keimung mit Nahrung zu versorgen. Dies Gewebe wird als Perisperm bezeichnet.

In den meisten Fällen erlangen die ersten Blätter des Embryo eine gewaltige Grösse, dienen zur Aufnahme der Reservenahrung und werden als Samenlappen bezeichnet.

Digitized by Google

Nachdem der Embryo die Grösse und Entwicklungsstufe erreicht hat, die er vor der Keimung je nach der Pflanzenart erreichen kann, führt die Mutterpflanze durch den Nabelstrang noch weitere Baustoffe zu, die nun im Embryo selbst oder gleichzeitig im Endosperm und Perisperm als Reservenahrung abgelagert werden.

Hört die Zufuhr von Baustoffen zum Samenkorn auf, dann stirbt der Nabelstrang mit seinem Gefässbündel ab, das Samenkorn ist reif. Im Zustande der Reife sind alle Zellen, welche als Reservestoffbehälter dienen, mit diesen vollständig ausgefüllt. Wir wissen, dass die Kohlenhydrate Stärkemehlform annehmen, dass aber auch oft die Zellwandungen sehr stark verdickt sind und die Kohlenhydrate in Form von Cellulose oder Amyloid in dem Samenkorn sich finden und wieder aufgelöst werden. Die stickstofflosen Reservestoffe nehmen zumal dann oft die Form der fetten Oele an, wenn sich die Eiweisssubstanzen als Klebermehl im Zellinnern reichlich abgelagert finden. Sehr oft findet man das Eiweiss nur als Protoplasma in dem Samen angehäuft. Nur selten, z. B. beim Ahorn enthält der Samen grosse Mengen von Chlorophyll. Geringe Spuren finden sich im Embryo der Nadelhölzer.

Schon vor der Reife tritt in der Regel die Keimfähigkeit des Samens ein. Unreifer Samen ist meist schon einige Zeit vor Reifeeintritt keimfähig, wenn auch die junge Pflanze durch den geringen Vorrath an Reservenahrung bei der Keimung in der Entwicklung mehr oder weniger geschädigt wird. Solcher Samen wird wohl als nothreif bezeichnet.

Bei vielen Pflanzen bleibt der reife Samen noch längere Zeit mit der Mutterpflanze verbunden, ohne von dieser noch Nährstoffe zu erhalten; bei anderen dagegen fällt er sehr bald nach der Reife ab und kann alsdann sofort in ein Keimbett gelangen, welches alle Bedingungen der Keimung darbietet. In letzterem Falle keimt derselbe oft unmittelbar, z. B. die Eichel schon im Herbste gleich nach dem Abfall, und steht das wahrscheinlich damit in Verbindung, dass in dem Samen noch Fermentstoffe vorhanden sind, welche die Lösung der Reservestoffe alsbald ermöglichen.

In der Regel erleidet der Samen aber nach Eintritt der Reife noch eine Veränderung, durch welche die Keimungsfähigkeit desselben auf eine längere Zeit hinaus verzögert wird. Diesen Pro-

Digitized by Google

cess bezeichnet man als Nachreifen. Es geht dabei ein grosser Theil des Imbibitionswassers aus den Fruchthüllen, Samenschalen, aus dem Endosperm und aus den Geweben des Embryo selbst verloren und wahrscheinlich werden die Fermentstoffe, die noch in den Geweben des letzteren sich befanden, in andere Verbindungen umgesetzt.

Die dem Samen zugeführten Bildungsstoffe gehen aus dem activen und wanderungsfähigen Zustande während der Ablagerung und theilweise noch nachher in den passiven oder ruhenden Zustand über, in welchem sie die Formen annehmen, die wir oben aufgezählt haben. So lange dieser Umwandlungsprocess noch nicht ganz vollendet ist, sich insbesondere ein Theil der Kohlenhydrate noch als Zucker, ein Theil der Stickstoffverbindungen als wanderungsfähiges Asparagin im Samenkorn vorfindet, kann unter günstigen Bedingungen sofort die Keimung eintreten. Haben dagegen alle Reservestoffe den passiven Zustand angenommen und sind die zur Umwandlung aus diesem in den activen Zustand erforderlichen Fermente ebenfalls umgewandelt, dann kann der Samen nicht sofort keimen. Wahrscheinlich beruht die weiter unten zu besprechende Samenruhe darauf, dass zur Neubildung der Fermente kürzere oder längere Zeiträume erforderlich sind, und dass die Keimung erst dann eintreten kann, wenn eine Neubildung derselben stattgefunden hat. Es erklärt sich in ähnlicher Weise vielleicht auch die Vegetationsruhe der perennirenden Pflanzen, die ja keineswegs immer mit der Jahreszeit zusammenfällt, welche für die Entwicklung der Pflanzen die ungünstigste ist. So z. B. ruhen die Zwiebeln und Knollen mancher Pflanzen gerade zur Sommerzeit und entwickeln sich erst im Frühjahre.

Will man Sämereien, welche die Nachreife noch nicht erlangt haben, bis zum nächsten Frühjahre conserviren, so muss dafür gesorgt werden, dass die Nachreife stattfinden kann, ohne dass vorzeitige Keimung angeregt wird. Man sorgt dafür, dass bei Aufspeicherung grösserer Mengen von Bucheckern, Eicheln u. s. w. das Wasser leicht und schnell verdunsten kann. Geschieht dies nicht, so beginnt wegen des genügenden Wasserreichthums bei warmer Herbstwitterung die Keimung. Die dabei austretende Kohlensäure umhüllt den Samen, verhindert die Athmung und hat ein Ersticken desselben zur Folge. Die Keimungswärme be-

Digitized by Google

schleunigt noch den Process des Stoffwechsels, der dann beim Abschluss des Sauerstoffs der Luft in chemische Zersetzung übergeht.

Die Keimfähigkeit des Samens hängt von mancherlei Einflüssen ab und zwar zunächst von der Natur der Mutterpflanze. Es ist bekannt, dass junge Fichten und Kiefern meist tauben Samen tragen, und zwar desshalb, weil sie neben den weiblichen Blüthen keine männlichen besitzen, die in der Regel erst in einem späteren Altersstadium auftreten. Ob noch andere innere Ursachen hierbei einwirken, wäre näher zu untersuchen. An einer, kaum 1 m hohen Pinus Peuce, welche zufällig einige weibliche und männliche Blüthen entwickelt hatte, wurden künstlich die weiblichen Blüthen bestäubt und entwickelten in der Folge zahlreiche, sehr kräftige Samen mit Embryonen. Ich sammelte Kiefernzapfen der gewöhnlichen Kiefer von ganz jungen, dann von mittelalten und von 250—300jährigen, fast abständigen Kiefern. Sie zeigten gleich viele, gleich kräftige und gleich entwickelungsfähige Samen.

Der Beginn, die Häufigkeit und das Aufhören der Samenproduction der Waldbäume scheinen im Wesentlichen bedingt zu sein von der Ansammlung überschüssiger Reservestoffe im Innern des Baumes. Diese für Samenproduction nothwendigen Reservestoffvorräthe werden je nach der Pflanzenart bei den Bäumen oft erst nach vielen Jahren angesammelt.

Zur Zeit der besten Ernährung des Baumes werden am meisten Reservestoffe producirt und desshalb die meisten Samen erzeugt, und mit dem Abnehmen des Zuwachses lagern sich auch weniger Ueberschüsse an Bildungsstoffen im Baume ab. Die Samenjahre werden seltener und weniger reichlich und endlich hören sie ganz auf. Interessant ist in dieser Beziehung die Beobachtung, dass zweijährige Buchenstockausschläge in der Länge von 0,2—0,3 m im Jahre 1888 reichlich mit sehr guten und keimfähigen Bucheckern versehen waren, offenbar desshalb, weil in den Buchenstöcken und Wurzeln sich ein grosser Vorrath von Reservestoffen aus der Zeit vor dem Stammabhiebe befunden hatte.

Noch nicht befriedigend zu erklären ist die Erscheinung, dass kranke Bäume oftmals durch reichliche Samenproduction sich auszeichnen.

Keinen Einfluss auf die Keimfähigkeit der erzeugten Samen, sowie auf die künftige Entwicklung der aus den Samen hervor-

Digitized by Google

gehenden Pflanzen hat der durch äussere Verhältnisse bedingte Entwicklungszustand der Bäume. Kiefersamen, den ich von Krüppelkiefern auf schlechtestem Boden sammelte, entwickelte Pflanzen, welche gerade so kräftigen Wuchs zeigten, wie solche Kiefern, die von 100jährigen Bäumen der ersten Bodengüte entstammten.

Bekanntlich werden ja die in den Klenganstalten verwendeten Zapfen zum grossen Theil von Krüppelkiefern auf Bauernhaiden entnommen.

Erworbene Eigenschaften vererben sich in der Natur nicht auf die Nachkommen, und es ist noch zweifelhaft, in wie weit dieselben etwa im Laufe vieler Jahrtausende durch Adaption allmählich einen erblichen Charakter annehmen können.

Ganz etwas anderes ist es mit den individuellen, d. h. den von äusseren Verhältnissen unabhängigen angeborenen Eigenthümlichkeiten einer Pflanze.

Es ist hier nicht der Ort, auf die bekannten Erscheinungen des Atavismus näher einzugehen, und erscheint es nur nothwendig, darauf hinzuweisen, dass bekanntlich auch individuelle, zum ersten Male auftretende Abweichungen vom Grundtypus einer Pflanze sich auf einen Theil der Nachkommen vererben. Säet man den Samen einer Blutbuche aus, so erhält man einen kleineren oder grösseren Procentsatz von Blutbuchen. Ebenso wie sich Varietäten morphologischer Natur vererben, ebenso vererben sich auch physiologische Eigenschaften, und dazu gehört auch die Schnellwüchsigkeit.

Auswahl der Samenbäume, wo dies möglich, zur Gewinnung von Samen, aus denen zuwachskräftige Individuen hervorgehen, erscheint in hohem Grade rathsam.

Dass hierbei nicht allein auf die individuelle Schnellwüchsigkeit, sondern auch darauf zu achten ist, dass man nicht Bäume mit technisch nachtheiligen Eigenschaften auswähle, z. B. drehwüchsige Samenbäume, ist selbstverständlich.

Die Keimfähigkeit des Samens hängt aber auch von dem Alter und der Art der Aufbewahrung des Samens ab. Man darf im Allgemeinen behaupten, dass der Samen um so besser sei, je jünger, d. h. je frischer er ist. Wäre nicht die Rücksicht auf die Gefahren zu nehmen, welche der Winter für den gekeimten

Digitized by Google

oder auch nicht gekeimten Samen mit sich bringt, so wäre es immer das beste, den Samen sofort nach der Reife auszusäen. Kann dies nicht geschehen, und wird der Samen unter sonst für die Erhaltung der Keimkraft günstigen Verhältnissen aufbewahrt, so erhält derselbe nach der Pflanzenart seine Keimkraft sehr verschieden lange Zeit, jedoch nimmt dieselbe mit jedem Jahre in der Regel um einen Theil ab.

So giebt es Pflanzen, die schon nach wenigen Tagen und Wochen nicht mehr keimfähig sind, andere, die sich nur bis zum nächsten Frühjahre keimfähig erhalten. Manche Pflanzenfamilien, z. B. die Leguminosen, besitzen Samen, welche sich mehrere Jahrzehnte keimfähig erhalten und noch länger scheinen die meisten Gräser und einige Unkräuter, z. B. Digitalis, keimfähig zu bleiben.

Die Samen können aber schon vorzeitig ihre Keimkraft verlieren, falls sie in ungeeigneter Weise aufbewahrt werden und entweder zu stark austrocknen oder in feuchter Lage mit der Keimung beginnen, ohne diese unter geeigneten Bedingungen fortsetzen zu können.

Wird keimfähiger Samen ausgesäet und ist er in der Lage, Wasser aufsaugen zu können, dann tritt sofort ein rein mechanisches Aufsaugen von Wasser ein, welches das bei der Nachreife verloren gegangene Imbibitionswasser ersetzt. Zuerst quellen selbstverständlich die Samenhäute, dann erst dringt das Wasser auch in die Gewebe des Embryos oder Endosperms ein. Das bei der Quellung aufgenommene Wasser hält das Samenkorn sehr fest und wird dadurch der keimende Samen in Perioden der Trockniss gegen das Austrocknen nachhaltig geschützt.

Wenn der Samen gequollen ist und alle äusseren Keimbedingungen vorhanden sind, insbesondere die Keimtemperatur und der Zutritt des Sauerstoffs der Luft genügt, vergeht doch ein kürzerer oder längerer Zeitraum, bevor die ersten sichtbaren Keimprocesse hervortreten. Dieser Zeitraum wird als Samenruhe bezeichnet und steht wahrscheinlich mit der Neubildung der Fermente in Zusammenhang (S. 242).

Bei manchen Samen ist dieser Zeitraum ein sehr kurzer, einen oder zwei Tage währender, bei anderen z. B. den Gräsern währt er 3—4 Tage, bei Leguminosen 6—8 Tage, bei den meisten Nadelhölzern etwa 3 Wochen. Dann giebt es auch viele Holzarten,

Digitized by Google

deren Samen bei gewöhnlicher Aufbewahrungsart im Winter nach der Frühjahrssaat ein ganzes Jahr über liegen und erst im kommenden Jahre auskeimen. (Carpinus, Fraxinus excelsior, Tilia, Crataegus, Ligustrum, Hippophae, Evonymus, Viburnum, Cornus, Daphne, Ilex, Cedum, Solanum, Taxus etc.)

Es liegen übrigens auch von sehr vielen Pflanzenarten, deren Samen sehr schnell keimen, wenn sie ganz frisch in ein geeignetes Keimbett ausgesäet werden, die Samen oft ein oder mehrere Jahre über, nachdem sie entweder etwas älter geworden sind, oder trocken aufbewahrt wurden. So z. B. keimt Pinus Cembra frisch nach wenigen Wochen, alt dagegen erst nach einem Jahre.

Um die Keimung anzuregen und zu fördern, ist nicht allein eine genügende Zufuhr von Wasser erforderlich, durch welches die Auflösung der Stoffe ermöglicht und der Bedarf der neuen Zellen an solchen gedeckt wird, sondern es ist auch eine Temperatur erforderlich, welche die Processe des Stoffwechsels ermöglicht. Ich verweise hier auf das, was ich S. 164 über die Wärme gesagt habe und insbesondere auf die zuweilen sehr niederen Wärmegrade, bei welchen die Keimung z. B. der Bucheckern, Ahornsamen u. s. w. beginnt. Endlich erfordert Beginn und Verlauf der Keimung einen genügenden Sauerstoffzutritt, um die dabei stattfindenden Processe des Stoffwechsels zu ermöglichen. Die bei der Athmung erzeugte Kohlensäure muss schnell genug fortgeführt werden, so dass jederzeit die Sauerstoffeinathmung der keimenden Samen erfolgen kann.

Die Rücksicht auf Ermöglichung des Sauerstoffzutritts zu den Samen ist es, welche den Forstmann nöthigt, in dicht geschlossenen Beständen mit reichen Humusvorräthen Vorbereitungsschläge zu führen, damit die oberen Bodenschichten unter der gesteigerten Einwirkung des Luftwechsels schneller sich zersetzen und die Kohlensäureproduction nicht mehr eine so übermässige ist, dass im Falle eingetretener Besamung die Samen in der Humusschicht nicht keimen oder nach stattgehabter Keimung nicht genügend athmen können, um sich am Leben zu erhalten. Auch das zu tiefe Bedecken der Samen mit Erde, zumal wenn diese sehr wasserreich ist, schadet vornehmlich durch den Abschluss der atmosphärischen Luft. Der tägliche durch wechselnde Erwärmung und Abkühlung des Bodens bedingte Luftwechsel ist für die Keimung

Digitized by Google

des Samens von grösster Bedeutung, weil er die ausgeathmete Kohlensäure schneller fortführt, als dies durch den Process der Gasdiffusion allein geschehen würde. Die verschiedenen Methoden der Keimprobe haben besonders darauf Rücksicht zu nehmen, dass die Samenkörner nicht von Kohlensäure umhüllt werden.

Die Keimung wird dadurch eingeleitet, dass in der Regel zunächst in dem Würzelchen eine theilweise Auflösung der dort abgelagerten Reservestoffe stattfindet. Stärkemehl wird in Traubenzucker, Aleuron oder andere Eiweisssubstanzen in Asparagin u. s. w. umgewandelt. Das fette Oel verschwindet als solches und während ein Theil dieser Stoffe bei dem nun beginnenden Wachsthumsprocesse des Würzelchen (Keimes) verbraucht wird, nimmt ein anderer Theil derselben vorübergehend andere Gestalt an. So kann an Stelle des verschwindenden Oeles der Stärkemehlgehalt sich steigern; unter der später hinzutretenden Lichtwirkung bildet sich Blattgrün, insoweit solches nicht schon, wie beim Ahornsamen als Reservestoff vorhanden war.

Auf Kosten der allmälig zur Auflösung gelangenden Reservestoffe entwickelt sich zunächst das Würzelchen des Keimlinges und tritt aus der Keimöffnung der Samenschale, derselben Stelle, an der die Mikropyle sich befand, nach aussen hervor. Gewissermassen unter dem Einflusse des Keimlinges selbst erfolgt je nach dessen Bedarf die Auflösung der Stoffe, sei es, dass diese im Embryo, sei es, dass sie in einem getrennten Endospermkörper gelagert sind.

Auch in letzterem Falle sind es die von dem Keimling ausgehenden Fermentstoffe, welche den Eiweisskörper nach und nach auflösen, so dass die Lösungsproducte von dem Keimlinge aufgenommen werden können.

Hat sich nun die Wurzel der jungen Pflanze soweit entwickelt, dass sie in den Boden eingedrungen ist, wobei ihr der geotropische Charakter zu Statten kommt, und hat die Pflanze dadurch nicht allein einen festen Stand gewonnen, sondern auch nachhaltigen Wasserbezug sich gesichert, dann beginnt auch der Stengeltheil der Pflanze sich zu strecken, sei es, dass unter den Samenlappen ein hypocotyler Stengel letztere durch seine Streckung über den Erdboden emporhebt, oder die Samenlappen im Keimbett verbleiben und die zwischen ihnen gelegene Knospe zur Entwickelung eines Sprosses schreitet.

Digitized by Google

Der junge Keimling ist bis zu einem gewissen Zeitraume völlig abhängig von dem Reservestoffvorrathe, den die Mutterpflanze mitgegeben hat, und zehrt von diesen Stoffen bis zu dem Zeitpunkte, in welchem die Pflanze durch Entwicklung der ersten chlorophyllhaltigen Blätter befähigt worden ist, selbständig die Rohstoffe der Natur zu verarbeiten. Bei manchen Pflanzen dienen die Samenlappen fast ausschliesslich der Reservestoffablagerung und sterben bald ab, wenn ihnen die Reservestoffe entzogen sind. Dahin gehören vorzüglich die schweren Sämereien, deren Samenlappen in der Erde zurück bleiben, aber auch bei manchen Keimlingen mit emporgehobenen Samenlappen sterben letztere bald nach Abgabe ihrer Reservestoffe ab, z. B. bei der Rothbuche. Bei anderen Pflanzen betheiligen sich die Samenlappen sehr lebhaft an der Assimilationsthätigkeit, nachdem sich in ihnen Chlorophyll gebildet hat. So sind die Samenlappen der Abietineen zum Theil ein Jahr, zum Theil eine Reihe von Jahren hindurch Assimilationswerkzeuge ebenso wie die später entstehenden Blätter.

§ 39. Die Bedeutung der Reservestoffe.

Wir haben vorstehend gesehen, welche Verwendung die zu den Samen aufwärts wandernden Bildungsstoffe finden. Es schliesst sich daran die Frage, welche Bedeutung die in der perennirenden Pflanze zur Ablagerung gelangenden Reservestoffe haben.

Bei den annuellen Pflanzen gestaltet sich der Entwicklungsverlauf im Anschlusse an das im vorigen Capitel Gesagte sehr einfach. Die selbständig gewordene junge Pflanze nimmt aus dem Boden Wasser und anorganische Nährstoffe, führt diese durch den Holztheil der Gefässbündel zu den Blättern, verarbeitet hier die aus der Luft aufgenommene Kohlensäure bei der Assimilation unter Mitwirkung der Bodennährstoffe, sendet die Bildungsstoffe im Siebtheile der Blattspurstränge, theilweise auch im Parenchym des Grundgewebes abwärts, bis sie in der Sprossaxe theils zur Kräftigung der älteren Theile verwendet werden, theils zu den jüngsten Pflanzentheilen wandern, um deren Wachsthum zu ermöglichen. So wächst die annuelle Pflanze, bis sie blüht. Nach Beendigung der Blüthezeit ist in der Regel auch das Wachsthum der Pflanze im Wesentlichen beendet und arbeitet dieselbe von nun an fast allein für die Ausbildung der Samen und Früchte. Alle neu ent-

Digitized by Google

stehenden Bildungsstoffe wandern zu denselben hin, d. h. werden mit grosser Energie dorthin gezogen, und endlich findet sogar eine Wanderung aller oder doch der wichtigsten löslichen Bildungsstoffe aus den Zellgeweben der ganzen Pflanze dorthin statt; die Pflanze wird von den Embryonen gleichsam ausgesogen und stirbt dann an Erschöpfung. Das leere Stroh enthält nur die unlöslichen Zellwandungen, einigen unlöslichen Zellinhalt und nur wenige Reste löslicher Stoffe. Es ist genugsam bekannt, dass die Heuernte vor Ausbildung der Grassamen stattfinden muss, um nahrkräftiges Futter zu gewinnen, dass dagegen die Getreideernte erst eintreten darf, wenn alle Nährstoffe in die Körner gewandert sind.

Anders gestaltet sich der Entwicklungsverlauf der perennirenden Stauden, die alljährlich oberirdisch absterben, deren unterirdische Sprosstheile sich erhalten, um im nächsten Jahre neue Triebe zu bilden. Die Entwicklung der jungen, aus den Samen hervorgegangenen Pflanze gleicht im ersten Jahre der der annuellen, nur mit dem Unterschiede, dass nach dem Eintritt der Blüthe nicht alle noch neugebildeten Stoffe in die Sämereien wandern, sondern nur ein Theil davon, während ein anderer Theil gemeinsam mit den aus den im Herbste absterbenden Pflanzentheilen stammenden wanderungsfähigen Stoffen in das perennirende Rhizom strömt. Hier häufen sich grosse Mengen von Reservevorräthen an und sind die Rhizome mit den Wurzeln oft zu dem Zwecke eigenartig ausgebildet zu Knollen, Zwiebeln, Rüben u. s. w.

Im zweiten Jahre findet eine allmälige Auflösung der hier abgelagerten Reservestoffe statt, auf deren Kosten dann die neuen Triebe mit ihren Blättern hervorkommen, die nun wieder selbständig Rohstoffe zu verarbeiten vermögen.

Bei den Holzgewächsen, den Bäumen und Sträuchern, haben die Reservestoffe eine verschiedene Verwendungsart.

Die Bildungsstoffe, welche in einem Jahre neu entstehen, wandern, wie wir gesehen haben, in der Siebhaut abwärts und ernähren, insoweit sie nicht alsbald zur Triebbildung selbst verwendet werden, den Cambiummantel des Stammes und der Wurzeln. Wie diese Verwendung nach Zeit, Art, Form und Holzqualität unter den verschiedenartigen äusseren Verhältnissen vor sich geht, wird noch ausführlich besprochen werden.

Digitized by Google

Alljährlich findet nun auch die Ablagerung von Bildungsstoffen im Innern des Baumes, d. h. in den Reservestoffbehältern statt. Diese Stoffe sind theils Ueberschüsse der Production über den Verbrauch, die sich im Nachsommer und Herbste dann bilden, wenn das Dickenwachsthum wenigstens im oberirdischen Stamme aufgehört hat, theils entstammen sie den von selbst absterbenden Pflanzentheilen der Bäume, deren wanderungsfähige Stoffe gerade so in den perennirenden Theil desselben zurückkehren, wie bei den Stauden.

Aus den Blättern wandern vor dem Absterben und Abfall die löslichen Bildungsstoffe meist in die Sprossaxen zurück. Bei der Borkebildung verlassen vor dem Absterben der Rindenzellgewebe die wanderungsfähigen Stoffe die Zellen und treten in den lebenden Rindentheil über. Ich habe S. 234 gezeigt, dass durch diese Stoffe der Cambiummantel an sonst zuwachslosen Theilen d. h. unterhalb einer Ringelstelle zur Erzeugung äusserst schmaler Jahresringe angeregt werden kann. Am reichlichsten lagern sich die Reservestoffe in den jüngeren Zweigen, in denen meist der ganze Markkörper, die Markstrahlen, das Strangparenchym des Holzkörpers strotzend voll Stärkemehl oder Fett ist.

Auch das Parenchym der Siebhaut und das Rindenparenchym enthält reichliche Mengen von Stärkemehl oder fettem Oel. Diese Reservestoffvorräthe sind es, die vorzugsweise dazu dienen, im nächsten Frühjahre die Knospen zu ernähren und den Baum zu rehabilitiren, d. h. mit neuen Blattorganen zu versorgen. Sie werden zu dem Zwecke im Frühjahre nach Bedarf der jungen Triebe allmälig aufgelöst und durch die leitenden Holzorgane aufwärts geführt. Nach Russow und A. Fischer erfolgt bei den Nadelholzbäumen die Aufspeicherung der stickstofffreien Resersvetoffe vorzugsweise in Form von Fett, in geringerem Grade auch als Stärkemehl. Bei den Laubholzbäumen kann man geradezu Stärkebäume und Fettbäume unterscheiden. Erstere sind vorwiegend die Hartholzbäume, letztere besonders weichholzige Arten. Die Stärkebäume zeigen nur wenig Fett neben der Stärke, und die Fettbäume zeigen wenigstens periodisch nur geringe Mengen von Stärke neben dem Fette.

Berücksichtigt man nur die Stärke in den Knospen, Zweigen und Aesten des Baumes, so erkennt man in ihnen mehrfache

Digitized by Google

Wandelungen, welche zum grössten Theile in die Zeit der äusseren Vegetationsruhe fallen. Im Herbste von der Zeit des Blattfalles bis Anfang November zeigt sich in ihnen ein Stärkemaximum. Im Spätherbste bis Ende November erfolgt eine theilweise Auflösung der Stärke und Umwandlung in fettes Oel, in Glycose oder andere Stoffe. Im December, Januar und Februar tritt ein Stärkeminimum in den Zweigen ein, und von Anfang März bis Anfang April regenerirt sich die Stärke, so dass sie im April ein Maximum erreicht.

Im Frühjahr, d. h. Anfang Mai wird sie aufgelöst, zu Zucker umgewandelt und zur Trieb- und Blattbildung verwendet, in Folge dessen gegen Ende Mai ein Stärkeminimum in den Zweigen eintritt. Im Laufe des Sommers wird dann Stärke wieder aufgespeichert. Bei den Fettbäumen verwandelt sich im Winter alle Stärke des Mark-, Holz- und Rindekörpers in Fett, theilweise auch in Traubenzucker, bei den Stärkebäumen dagegen bleibt die Stärke im Holz- und Markkörper während des Winters unverändert und nur die Rindenstärke wird im Spätherbste gelöst und erscheint im Frühjahre wieder.

Die Umwandlung der Stärke im Herbste steht mit der Abnahme der Temperatur in Beziehung, da mit Zunahme der Wärme sofort wieder die Umwandlung in Stärke eintritt, doch beruhen die genannten Umwandlungen auch auf einer erblichen Periodicität gewisser Eigenschaften des Protoplasmas. Auch in den Knospen der Bäume finden im Winter wichtige Veränderungen der Reservestärke statt und können dieselben erst dann im Winter durch Wärme zum Austreiben gebracht werden, wenn in ihnen die Stärkewandlungen einen gewissen Umfang erreicht haben und das Stärkeminimum in den Aesten nahezu erreicht ist, d. h. von Ende November ab.

Auch in den älteren Baumtheilen findet eine Ablagerung von Reservestoffen in dem Splintkörper statt und diese dienen weniger oder gar nicht der Neubildung der Triebe und Blätter, sondern vorzugsweise der Samenbildung.

Es wird noch weiterer Untersuchungen bedürfen, um zu prüfen, in wie weit das von mir für die Rothbuche (und Eiche) Festgestellte eine allgemeine Gültigkeit besitzt. Bei der Rothbuche findet sich Stärkemehl in den 50 äusseren Jahresringen, während

Digitized by Google

ältere Holztheile gar keine Stärke oder nur minimale Spuren davon zeigen.

Vor einem Samenjahre sind die äusseren Ringe und zwar bei älteren Bäumen 20 Ringe so voll Stärke, dass alle Parenchymzellen damit durchaus angefüllt sind. Die inneren, 20—50 Jahre alten Ringe enthalten nur die Hälfte oder noch weniger Stärkemehl. Die Reservestärke des Baumes löst sich in Jahren ohne Samenproduction nicht auf, sondern bleibt unverändert im Ruhezustand und nur die beiden letzten, an den Cambiummantel grenzenden Ringe zeigen von Mitte Juni an eine Verminderung der Stärke bis auf die Hälfte oder noch weniger des Vollgehaltes. Im October füllen sich diese sowie der neu entstandene Ring wieder mit Stärkemehl an. Hieraus folgt also, dass an der Ernährung der Knospen zu neuen Trieben sich nur die Reservestoffe der Knospen, Zweige und Aeste betheiligen, dass das Cambium zur Ausbildung des neuen Jahrrings wahrscheinlich nur sehr geringe Mengen von Reservestoffen dem Holze direct durch die Markstrahlen entzieht, und zwar nur den nächstgelegenen jüngsten Jahrringen, dass die Ansammlung der Reservevorräthe im Holze des Baumes anderen Zwecken dienstbar sein muss. Es fragt sich nun zunächst, wie gross der Reservestoffvorrath der Rothbuche unmittelbar vor einem Samenjahre ist.

Dies konnte ermittelt werden dadurch., dass 50-, 100- und 150jährige Bäume im Frühjahre total entästet wurden, mithin in dem darauf folgenden Sommer ohne jede Blattbildung und Assimilationsthätigkeit waren. Im Winter darauf gefällt, zeigte sich, dass alle Stärke mit Ausnahme geringer Spuren aus den Bäumen verschwunden, also zur Jahrringbildung nach dem Cambium hingezogen worden war, wogegen der Stickstoffgehalt nicht merklich im Baum abgenommen hatte, was ja begreiflich ist, da zwar das Eiweiss bei der Zellbildung betheiligt ist, aber nicht in den Zellen selbst zur Verwendung kommt.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass der Zucker, welcher aus der Auflösung der Reservestärke hervorging, durch die Markstrahlen nach dem Cambium hinströmte. Der Zuwachs der 50jähr. Buche in dem Jahre betrug 5 %, der des 100jähr. Baumes 15 % und der des 150jähr. Baumes ca. 20 % des Vorjahres, woraus also geschlossen werden darf, dass ein dem entsprechender Stärkevor-

Digitized by Google

rath im Baum abgelagert gewesen war, dass im jüngeren Lebensalter, d. h. mit 50 Jahren, sich nur wenig Reservestoffe im Stamme abgelagert haben, dass diese 5 % des normalen Jahresverbrauches offenbar nicht genügten, um den Baum schon zur Samenproduction anzuregen, während in 100—150jähr. Alter sich 15—20 % einer Jahresproduction seit dem letzten Samenjahre im Innern angesammelt hatten.

Als ähnliche, aber nicht entästete Bäume ein Jahr später gefällt wurden, nachdem sie in dem Jahre eine reiche Samenproduction erzeugt hatten, enthielten sie im Holzkörper nur noch Spuren von Stärkemehl, ein Beweis dafür, dass diese aus etwa 8 Jahren aufgespeicherten Vorräthe in diesem Jahre der Samenerzeugung gedient hatten. Auch fast aller Stickstoff war aus Holz und Rinde der Samenbuchen verschwunden, d. h. zu den Samen emporgewandert.

Wir dürfen aus dem Vorstehenden folgern, dass die Bäume alljährlich einen Ueberschuss an Reservenahrung erzeugen, der sich im Innern ablagert, von dem aber im nächsten Jahr nur die in den Knospen und Zweigen abgelagerten aufgelöst und verwendet werden zur Neubildung der Triebe, während die in den jüngsten Jahresringen des Schaftes lagernden Stoffe vorübergehend zur Ernährung des Cambiummantels Verwendung finden. Die im Baume zur Ablagerung gelangten Reservestoffe dienen vorzugsweise dazu, eine Samenproduction zu ermöglichen. Von der Zahl der Jahre, die vergehen muss, bis die Reservekammern des Baumes mit Vorräthen erfüllt sind, hängt die Wiederkehr der Samenjahre ab. Bei vielen Bäumen, z. B. Rüstern und Obstbäumen, folgt einem Samenjahre in der Regel ein Ruhejahr, in welchem Ueberschüsse angesammelt werden, bei anderen Holzarten kehren Samenjahre nur nach 3, 5 oder gar erst 10 Jahren wieder.

Bezüglich der Wanderung der Reservestoffe lehrt uns das Gesagte, dass die Bildungsstoffe von der Siebhaut aus durch die Markstrahlen nach innen wandern, und im Parenchym des Holzkörpers, sowie im Marke der jungen Zweige abgelagert werden. Wenn sie zur Verwendung kommen sollen, so nehmen die stickstofffreien Stoffe die Form des Traubenzuckers, die stickstoffhaltigen die Form des Asparagin an und wandern im Holzkörper aufwärts, oder durch die Markstrahlen zum Cambiummantel hin. Bei der Aufwärts-

Digitized by Google

wanderung sind es bei den Laubhölzern besonders die Gefässe, in denen der Traubenzucker mit dem rohen Nahrungssafte vermischt, aufwärts wandert. Es ist schwer, eine klare Vorstellung darüber zu gewinnen, wie es kommt, dass unter dem Einflusse der im Gipfel der Baumkrone befindlichen Embryonen die Auflösung und Wanderung der Reservestoffe aus dem ganzen Bauminnern vor sich geht. Wir wissen, dass ein reichlich ernährtes Cambium nur auf 2 Jahresringe hin eine auflösende und anziehende Wirkung ausübt, dass aber ein hungerndes Cambium (an den völlig entästeten Bäumen) bis auf 50 Jahresringe nach innen die Reservestofflösung zur Folge hat. Wir können auch hier nur annehmen, dass einerseits Fermente, andererseits die Störung des endosmotischen Gleichgewichts bei der Wanderung der Stoffe in Wirksamkeit treten.

Die Embryonen üben eine gewaltige Anziehung auf alle löslichen und wanderungsfähigen Stoffe in der Pflanze aus, die ja zur Auslaugung der annuellen Pflanze führt, die im Baume auf weite Entfernungen hin die Lösung der Reservestoffvorräthe bewirkt und auch auf die Zeit des Blattabfalls im Herbste einen auffallenden Einfluss ausübt. Rothbuchen, deren obere Kronenhälfte reichliche Buchmast tragen, verlieren innerhalb derselben ihre Blätter um mehrere Wochen früher, als Buchen, die keinen Samen tragen und als die untere Kronenhälfte, an der keine Bucheln sich befinden. Offenbar entziehen die Embryonen auch den in ihrer Nähe befindlichen Blattorganen mit grosser Energie die wanderungsfähigen Baustoffe, so dass dieselben frühzeitig gelb werden und abfallen.

C. Das Wachsthum der Pflanzen.

§ 40. Das Längenwachsthum der Sprossaxe.

Wir haben uns nun noch mit den Wachsthumserscheinungen zu beschäftigen, bei welchen die Bildungsstoffe ihre schliessliche Verwendung finden, sei es, dass sie sofort nach ihrer Entstehung oder erst nach längerem Ruhezustande als Reservestoff zum Zellbau verbraucht werden.

Bei der Entwicklung eines Triebes aus dem Gewebe der Vegetationsspitze lassen sich drei Wachsthumsphasen unterscheiden, nämlich erstens der Zustand des embryonalen Wachsthums, bei welchem lediglich Processe der Zellvermehrung stattfinden. Es

Digitized by Google

entwickelt sich die Knospe mit ihren Blattanlagen, indem unter Zuführung organischer Baustoffe eine lebhafte Zelltheilung im meristematischen Gewebe stattfindet, ohne dass die neuen Zellen, welche Protoplasma und Zellkern führen und mit einer sehr zarten Zellhaut bekleidet sind, über eine gewisse, sehr geringe Grösse hinauswachsen. Im Gewebe scheiden sich die Procambialstränge und in ihnen die ersten Gefässe als Ring- und Spiralgefässe aus; äusserlich treten die Blattausscheidungen und oft auch die in deren Winkeln entspringenden Axillargebilde mehr oder weniger deutlich hervor, wie wir dies bei der Betrachtung der Knospe eingehender dargestellt haben.

Die zweite Entwicklungsphase ist die der Streckung.

Sie äussert sich durch rasches Wachsthum aller bereits angelegten Organe. Die leitenden Organe strecken sich dabei vornehmlich in der Richtung der Längsaxe. Die Internodien und die Blätter erreichen ihre definitive Grösse und Gestalt. Die Menge der organischen Substanz wird hierbei in verhältnissmässig geringem Maasse vermehrt, vielmehr beruht der Streckungsprocess hauptsächlich in einer auf Wasserzufuhr bewirkten Volumenzunahme der Zellen, wobei die Turgescenz und Gewebsspannung die wesentlichste Rolle spielen. Die Zellen können das Tausendfache ihrer ursprünglichen Grösse erreichen. Gleichzeitig mit der Streckung erfolgt die Ausbildung der einzelnen Gewebsformen, ohne dass aber die Organe ihre definitive Gestaltung schon erreichen. Sie sind auch meist sehr zartwandig und die Festigkeit der Gewebe ist fast ausschliesslich auf den Turgor derselben zurückzuführen.

Erst in der dritten Wachsthumsphase erreichen die Organe ihre definitive Gestaltung, indem die Zellwände sich verdicken, die Organe des Holztheiles verholzen u. s. w. Selbstverständlich sind die drei Wachsthumsphasen nicht scharf von einander getrennt, sondern gehen allmälig in einander über. Die zweite Phase, also die Periode der Streckung, ist vorzugsweise bestimmend für die Länge des Triebes, doch beeinflusst auch die grössere oder geringere Ernährung der Vegitationsspitze während der ersten Wachsthumsphase die Länge des Triebes.

Während der Triebstreckung erfolgt das Längenwachsthum nicht gleichmässig in allen Theilen, vielmehr so, dass jeder Theil der Axe und der Blätter zuerst langsam, dann aber mit immer zunehmender

Digitized by Google

Geschwindigkeit sich verlängert, ein Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit erreicht und dann wieder langsamer wächst, bis das Wachsthum ganz aufhört.

Die äusserste Vegetationsspitze nimmt an dieser Streckung nicht Theil, sie bewahrt ihren kleinzelligen, meristematischen Charakter und bildet in der Regel die Grundlage zu der neuen Endknospe des Sprosses, wogegen die Blattausscheidungen in allen Theilen die Streckung mitmachen, ohne eine aus Meristem bestehende Gewebsparthie als Knospenanlage sich zu bewahren.

Bei vielen Sprossaxen erfolgt die Streckung gleichmässig auf allen Seiten, bei andern dagegen wird die Streckung ungleichmässig zunächst auf der einen, dann auf der andern Seite vollzogen, so dass der Trieb einseitig verlängert überhängt, Nutation zeigt, die beim Wechsel der Seiten bald nach der einen, bald nach der andern Seite stattfindet, bis schliesslich der Trieb gerade zu stehen kommt. Bei dieser, während der Streckung stattfindenden Nutation beschreibt die Triebspitze einen spiraligen Weg, der für solche Pflanzen, welche zu ihrem Gedeihen der Stütze fremder Gegenstände bedürfen, von grossem Nutzen ist, insofern sie als windende oder rankende Pflanzen dabei viel leichter auf Gegenstände stossen, die sie zum Umwinden oder Anranken verwenden können.

Auf die Streckung des Triebes, also auch auf den Höhenwuchs der Pflanze üben nun mannigfache äussere Verhältnisse einen hemmenden oder fördernden Einfluss aus.

Zunächst ist der Einfluss des Lichtes hervorzuheben. Das Licht wirkt verzögernd auf die Streckung der Gewebe. Lichtmangel, also das Dunkel der Nacht oder die Beschattung des wachsenden Triebes fördern mithin das Längenwachsthum. Je länger die verzögernde Wirkung des Lichtes gefehlt hat, um so lebhafter erfolgt die Streckung, mithin gegen Morgen in höherem Grade als um Mitternacht. Am Tage strecken sich die Triebe langsamer als bei Nacht. Im Halbdunkel unserer Wohnräume, in den Kellerräumen u. s. w. kann die Längsstreckung in einer Weise beschleunigt werden, dass die Ernährung durch Ausbildung assimilirender Blätter nicht genügendes Material liefert zu dem Wachsthumsprocesse der dritten Phase, d. h. zur Verdickung und Verholzung der Zellwände. Es treten dann die krankhaften Erscheinungen des Etiolirens ein. In Saat- und Pflanzbeeten, in welchen die Pflanzen dicht gedrängt

Digitized by Google

zusammenstehen, strecken sich die Höhentriebe in Folge der gegenseitigen Beschattung unter Behinderung der Seitentriebentwicklung.

Im geschlossenen Waldbestande sind die Gipfelknospen aller dominirenden Bäume gleichmässig und ebenso stark beleuchtet als völlig freistehende Bäume, mithin kann dichter Schluss nicht als die Ursache gesteigerten Längenwuchses in Folge mangelhafter Beleuchtung für diese Stammklasse bezeichnet werden. Dagegen werden alle Bäume, deren Gipfelknospen zur Zeit der Streckung dem vollen Lichtgenuss entzogen sind, im Höhenwuchse gefördert, insofern nicht deren Gesammtwachsthum durch sehr starke Unterdrückung auf ein geringes Maass herabsinkt. Unterdrückte Bäume mit schwacher Assimilationsthätigkeit profitiren von dem fördernden Einflusse der Beschattung nichts, weil die Knospen nicht mehr in dem nöthigen Grade ernährt werden.

Noch ziemlich zuwachskräftige Bäume, deren Gipfelknospen unter das allgemeine Kronendach herabsinken, werden dagegen einen grösseren Höhenwuchs zeigen, als ihrer übrigen Ernährung entspricht. Hundertjährige Rothbuchen, welche in einem Fichtenbestande eingesprengt und von letzterem im Längenwuchse erheblich überholt waren, zeigten eine Höhe von 25,3 m (23,3—27,3), während die Bäume des gleich alten, unmittelbar angrenzenden reinen Buchenbestandes eine Höhe von 19,5 (18,6—20,6) m besassen. Die dichte Beschattung der umgebenden Fichten hatte offenbar die Triebe der Rothbuchen in der Streckung gefördert. In einem Bestande, welcher sehr stark durchforstet wurde, so dass alle Bäume mit ihren Gipfelknospen vollen Lichtgenuss erhalten, werden die geringeren Stammklassen den fördernden Einfluss der Beschattung entbehren und desshalb niederer bleiben, als in einem dicht geschlossenen Bestande, in welchem die im Wuchse etwas zurückbleibenden Bäume durch die Beschattung der höheren Nachbarn sofort zu gesteigertem Längswuchse angeregt werden. Dies spricht sich in dem Unterschiede der Oberhöhe (Länge der höchsten Bäume) und der Mittelhöhe (durchschnittliche Länge aller dominirenden, d. h. nicht völlig unterdrückten Bäume) aus. Diese Differenz beträgt z. B. im Spessart, wo sehr wenig durchforstet wird, im 120jährigen Alter 28,9—27,1 = 1,8 m, in den ebenfalls schwach durchforsteten Beständen bei München bei gleichem Alter 25,4—24,8 = 0,6 m,

Digitized by Google

dagegen in den sehr stark durchforsteten Beständen des östl. Wesergebirges 36,8—34,2 = 2,6 m.

Ein zweiter wichtiger Factor, der das Längenwachsthum der Sprosse beeinflusst, ist das Wasser.

Die Streckung der Zellen beim Längenwachsthum ist zunächst eine Folge des durch Wasseraufnahme in den Zellsaft hervorgerufenen Turgors. Die im Zellsafte wachsender Sprosse enthaltenen Pflanzensäuren und ihre Kalisalze üben eine Anziehungskraft auf das Wasser aus, welche ein ungemein energisches Einsaugen desselben zur Folge hat. Das eingesogene Wasser führt zur elastischen Ausdehnung der Zellhäute und zum Wachsthum der Gewebe, die in diesem Streckungsstadium oft 90—95 % Wasser enthalten. Da die Zellen nur im turgescirenden Zustande zu wachsen vermögen, d. h. die Organe nur in dem Maasse sich ausdehnen, als das aufgenommene Wasser die Zellwände nach aussen zu drücken und zu spannen bestrebt ist, so hängt natürlich das Wachsthum der Triebe von einer genügenden Wasserzufuhr ab; bei ungenügender und mangelhafter Wasserzufuhr wird die Knospe sich weniger zu strecken im Stande sein, womit vermuthlich die geringere Länge und Weite der Organe in den höheren Baumtheilen in Zusammenhang steht, da mit zunehmender Baumhöhe der Zudrang des Wassers zu den Gipfeltrieben sich vermindert. Bevor wir hierauf näher eingehen, sei noch erwähnt, dass die verschiedenen Gewebsmassen eines Sprosses sich ungleich schnell auszudehnen und zu strecken versuchen. Am schnellsten nimmt das Markzellgewebe das Wasser auf und dehnt sich in Folge dessen am meisten aus. Im wachsenden Sprosse wird dessen Längsausdehnung aber von den umgebenden Gefässbündeln zurückgehalten, indem diese sich weniger schnell zu strecken vermögen. Die Rinde besitzt die Streckungsfähigkeit im geringsten Grade und so entsteht naturgemäss ein Zustand der Gewebespannung im Sprosse, durch welchen das Mark positiv gespannt, die Gefässbündel zumal in ihren Holztheilen durch den Markkörper elastisch ausgestreckt und dadurch offenbar in ihrer Längsstreckung befördert werden. Die Rinde ist ebenfalls gewaltsam in die Länge gestreckt und verkürzt sich sofort um 6 %, wenn man sie von der Sprossaxe loslöst. Das Markgewebe ist also durch seinen Turgor vorzugsweise das streckende Gewebe, welches die umgebenden Gewebsschichten zu einer beständigen, passiven Ausdeh-

Digitized by Google

nung zwingt. Es liegt nahe, daran zu denken, dass das von einem gewissen Alter an wahrnehmbare Nachlassen des Höhenwachsthums eines Baumes in hervorragendem Grade von dem Abnehmen der Kraft bedingt wird, mit welcher das Wasser nach dem Emporsteigen im leitenden Holzkörper der sich streckenden Knospe zugeführt wird. Bei jedem Baume steigert sich das Höhenwachsthum eine Zeitlang offenbar in Folge der sich immer günstiger gestaltenden Ernährung und Wasseraufnahme durch die sich entwickelnde Wurzel. Bei der Rothbuche tritt zwischen dem 20. bis 30. Jahre, bei der Kiefer im 10.—20., bei der Eiche im Spessart erst im 50.—70. Jahre das Maximum des jährlichen Höhenwuchses ein. Während nun der Massenzuwachs der Bäume bei immer besser werdender Ernährung bis zu mehrhundertjährigem Alter zunimmt, sinkt das Längenwachsthum nach der verhältnissmässig frühzeitig erreichten Maximalhöhe erst langsam, dann immer schneller, und schliesslich auf eine Minimalgrösse herab, bis endlich durch Absterben der Gipfelknospen das Längenwachsthum ganz beendet wird. Diese Thatsachen dürften ihre Erklärung darin finden, dass die Hubkräfte, welche das Wasser im Baume emporleiten und theils in den osmotischen Kräften der Parenchymzellen der Wurzel und wahrscheinlich auch des Holzparenchyms im leitenden Holze, theils in Druckdifferenzen der Binnenluft der Bäume beruhen, je höher im Baume, um so mehr aufgehoben werden durch die im entgegengesetzten Sinne wirkenden Kräfte. Das Gewicht des Wassers selbst und die Reibungswiderstände, welche beim Saftsteigen zu überwinden sind, werden schliesslich die Hubkräfte auf ein Minimum reduciren und die geringe Kraft, mit der das Wasser endlich noch zu den Knospen eines hohen Baumes emporgeleitet wird, muss auch auf die Turgescenz desselben im Processe der Streckung ungünstig einwirken. Die Organe bleiben klein und englumig, wie wir noch sehen werden, die Triebe kurz, und schliesslich hört mit der genügenden Wasserzufuhr auch der Turgor auf, die Knospe entwickelt sich nicht mehr zum Triebe. Die specifischen Verschiedenheiten im Höhenwuchs der Pflanzenarten sind natürlich in erster Linie angeborene Arteigenthümlichkeiten, stehen aber vermuthlich auch mit den Eigenthümlichkeiten des anatomischen Baus der Holzarten in Beziehung.

Auf einem Boden, welcher durch seinen Wassergehalt den

Digitized by Google

Bedarf der Pflanzen reichlich befriedigt, werden diese höher als auf einem trockenen Boden. Das plötzliche Sinken des Höhenzuwachses in Beständen, deren Bodendecke durch Streuchrechen entfernt worden ist, dürfte mindestens in gleichem Grade der Abnahme der Wasserzufuhr, als der Abnahme der verwendbaren Bodennährstoffe zuzuschreiben sein.

Ein dritter wichtiger Factor des Höhenwuchses ist die Standortsbeschaffenheit, wobei mineralischer Nährstoffgehalt, Tiefgründigkeit, Frische des Bodens, sowie das Klima zusammengefasst betrachtet werden mögen. Es ist naturgemäss, dass eine kräftig ernährte, zuwachsfreudige Pflanze nicht allein dem Cambiummantel, sondern auch den Knospen kräftigere Nahrung zuführt, und dass somit bei gutem Standorte die erste Phase in der Entwicklung der Knospen zu einer kräftigeren Ausbildung derselben führt, als auf geringerem Standorte. Die äusseren Verhältnisse der verschiedenen Begründungs- und Erziehungsweise wirken zwar ebenfalls auf das Längenwachsthum der Bäume ein, aber weitaus nicht in dem Grade, wie die Standortsgüte, und deshalb habe ich schon vor 22 Jahren die Höhe des Bestandes als den besten Maassstab zur Beurtheilung der Standortsgüte bezeichnet, ohne desshalb die anderweiten Eigenthümlichkeiten eines Bestandes, wie Stammzahl, Stammgrundfläche, Massenentwicklung der einzelnen Bäume als nebensächlich zu betrachten.

Endlich wirken auf das Längenwachsthum der Bäume auch die Art der Begründung und Erziehung des Bestandes. Sehr gedrängter Stand der Pflanzen, durch welchen ober- und unterirdisch die Entwicklung beeinträchtigt wird, kann trotz der Förderung, welche Lichtentzug dem Höhenwachsthum zukommen lässt, doch zu einer Verkümmerung der Pflanzen führen, die das Höhenwachsthum schädigt. Sehr stark unterdrückte Pflanzen unter dem dichten Schirm eines Mutterbestandes oder Plänterwaldes können auch ihr Höhenwachsthum nicht entfalten, weil es ihnen an der nöthigen Nahrung gebricht. Von solchen extremen Verhältnissen abgesehen, gilt im Allgemeinen der Satz, dass durch engeren Bestandesschluss das Höhenwachsthum befördert, durch freie Entwicklung des Baumes gehemmt wird. Dass und in welchem Sinne die Lichtwirkung hierbei in Frage kommt, wurde schon besprochen. Davon abgesehen fördert Bestandesschluss desshalb den Höhenwuchs, weil er

Digitized by Google

das Wachsthum des Baumes mehr in dessen obere Theile verlegt, wodurch auch das Höhenwachsthum gefördert wird. Wir wissen, dass an frei stehenden Bäumen der Hauptzuwachs im untern Stammtheile, dass im Schlusse der grössere Zuwachs oben erfolgt, dass dadurch der Schaft der Bäume sich immer mehr der Walzenform nähert. Wir wissen, dass durch beschränkte Aufästung eines Baumes der Dickenzuwachs innerhalb der Baumkrone gesteigert werden kann, weil nun die Blätter des Gipfels zu ausgiebigerer Assimilationsthätigkeit angeregt werden und es ist natürlich, dass der nach oben verlegte Hauptzuwachs auch dem Längenwachsthum zu Gute kommt. Umgekehrt ist erwiesen, dass ein im Schlusse erwachsener Baum nach plötzlicher Freistellung in der oberen Krone seinen Zuwachs vermindert, wodurch auch das Längenwachsthum beeinträchtigt werden muss. Auf gleichem Boden zeigten 100jährige Rothbuchen im freien Stande erwachsen nur eine Höhe von 21,3 m, während im angrenzenden Bestande die dominirenden Bäume 24 m hoch waren.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass unter gleichen Verhältnissen der Begründung und Erziehung und bei gleichem Klima sehr wohl die Bestandeshöhe als Maassstab zur Beurtheilung der Standortsgüte gelten darf, wie ich das schon seit vielen Jahren bei Aufstellung meiner Localertragstafeln gethan habe. Völlig unzulässig ist dagegen die Zugrundelegung der Bestandeshöhe als einzigen Maassstabes der Standortsgüte, wenn man die Bestände aus den verschiedensten Gegenden eines grösseren Landes oder gar ganz Deutschlands zu einer, wie man sagt, „allgemeinen" Ertragstafel vereinigen will.

§ 41. Die Zeit der Jahrringbildung.

Bei vielen tropischen Holzpflanzen ist überhaupt eine Jahrringbildung nicht erkennbar, weil die cambiale Thätigkeit nicht unterbrochen wird. Verschiedenheiten im Bau des Holzkörpers, welche durch die die Zuwachsthätigkeit beeinflussenden Veränderungen der Temperatur und Luftfeuchtigkeit bedingt werden, können dabei auftreten, ohne dass jedoch eine scharfe Begrenzung der jedem Jahre angehörigen Holzproduction eintritt. Andere Bäume zeigen auch in den Tropen deutliche Ringbildung, indem mit dem Beginne der Trockenperiode ein ähnlicher Stillstand der

Digitized by Google

Vegetation verbunden ist, wie in den gemässigten Zonen mit dem Eintritte der Winterkälte.

Es giebt nur wenige Untersuchungen über den Beginn und die Dauer der Zuwachsthätigkeit der Bäume, und diese sind um so weniger genügend, als nicht allein die Holzart, sondern auch das Alter, der Baumtheil, die Bodenbeschaffenheit und vor allem die äussere Umgebung einen sehr grossen Einfluss darauf ausüben. Der Beginn und die Dauer der Zuwachsthätigkeit des Cambiummantels hängt einestheils von der Temperaturhöhe der cambialen Region ab, anderntheils von der Gegenwart und Zufuhr activer Baustoffe. Wie wir wissen, hängt die Temperatur der cambialen Region einerseits von der Wärme des durch die Wurzeln aufgenommenen Bodenwassers, andererseits von der Wärme der umgebenden Luftschichten und endlich von der directen Insolation eines Baumtheiles ab. Die Zufuhr activer Baustoffe ist aber fast ausschliesslich bedingt durch die Assimilationsthätigkeit der Blätter und ist nur in beschränktem Grade von Bildungsstoffen abhängig, welche als Reservestoffe im Innern des Baumes aus Ueberschüssen vorhergegangener Vegetationsperioden abgelagert sind.

So erklärt es sich zunächst in einfachster Weise, weshalb die Wurzeln älterer Bäume viel später ihr Wachsthum beginnen und abschliessen, als die oberirdischen Baumtheile. Im Allgemeinen beginnt dasselbe in den tieferen Wurzeln erst im Hochsommer und endet erst im October, in vielen Fällen sogar erst im December und später.

Am oberirdischen Stamme beginnt der Zuwachs zuerst in den jüngsten Trieben, welche der Durchwärmung durch die Luftwärme und directe Insolation am meisten zugänglich sind, denen auch die mit der Entwicklung des neuen Laubes entstehenden Bildungsstoffe zuerst zugeführt werden. Die in ihnen abgelagerten Reservestoffe müssen naturgemäss zuerst aufgelöst werden, um die Entwicklung der Knospen zu den neuen Jahrestrieben zu ermöglichen. Wir sehen somit in den jungen Trieben, sowie in jungen Pflanzen überhaupt die cambiale Thätigkeit meist gleichzeitig mit oder auch schon erheblich vor dem Austreiben der Knospen erwachen. An 10jährigen frei stehenden Kiefern war schon am 20. April die cambiale Thätigkeit erwacht, und darf man die zweite Hälfte des April im Allgemeinen für das mitteldeutsche Klima als den Beginn des Dickenwachsthums von direct insolirten jungen Holzpflanzen und

Digitized by Google

Pflanzentheilen bezeichnen. Von sehr verschiedenen Verhältnissen ist die Zeit des Erwachens der Zuwachsthätigkeit an älteren Baumtheilen bedingt. Bei freiem Stande und directer Insolation des Baumes, besonders aber des unbedeckten Bodens beginnt der Zuwachs in den unteren Stammtheilen weit früher, als im geschlossenen Bestande und bei einem Boden, der entweder beschattet (Nadelholzbestand) oder von einer dichten Humusdecke bekleidet ist. An 100jährigen Fichten, welche isolirt an einem Südhange standen, war schon am 1. Mai auf Brusthöhe der Dickenzuwachs in Thätigkeit, an ebenfalls frei stehenden gleich starken Bäumen des Nordhanges auf nasskaltem Boden war am 26. Mai noch kein Zuwachs bemerkbar. Im vollen Waldesschlusse zeigten manche Fichten und Kiefern selbst am 1. Juni noch ruhendes Cambium auf Brusthöhe. Rothbuchen von 100jährigem Alter auf fast laubfreiem Boden zeigten bei München am 25. Mai in allen Baumhöhen etwa 8% der vollen Ringbreite, während zu gleicher Zeit 50- und 150jährige Buchen bei humusreichem Boden noch im Winterzustande ruhten.

In Rothbuchen von 50—150jährigem Alter war bis Mitte Juni der Zuwachs zu $^1/_3$, bis Anfang Juli zu $^1/_2$, Ende Juli zu $^2/_3$ und etwa Mitte August vollständig fertig, dauerte also $2^1/_2$ Monate, d. h. er begann etwa 4 Wochen vor dem längsten Tage und setzte sich noch 6 Wochen nach demselben fort.

Während bei den Rothbuchen mit ihrer in allen Baumhöhen fast gleich dünnen Rinde die Erwärmung und das Erwachen des Cambiummantels eine gleichzeitige ist, hängt bei anderen Bäumen Beginn und Tempo der cambialen Zelltheilung in hohem Grade von der Baumhöhe ab.

Bei älteren Kiefern beginnt er unten immer erheblich später als oben, in geschlossenen Beständen später als in lichten. Ende Juni zeigte eine 95jährige Kiefer im geschlossenen Bestande unten $^1/_3$, oben $^3/_4$ der normalen Ringbreite, im lichten Bestande eine 70jährige Kiefer am 9. Juli unten $^1/_4$, oben $^1/_3$ der normalen Ringbreite. Eine 120jährige Fichte zeigte im Schlusse am 29. Juni unten 0,2, oben 0,6 des Jahreszuwachses, wogegen eine 65jährige im lichten Stande erwachsene Fichte am 9. Juli unten 0,38, oben 0,45 der vollen Ringbreite erkennen liess.

Weitere Untersuchungen über Beginn, Tempo und Schluss der Jahrringbildung sind jedenfalls wünschenswerth.

Digitized by Google

§ 42. Die Grösse des jährlichen Zuwachses.

Die jährliche Zuwachsgrösse einer Holzpflanze wird durch die Dicke des Holzmantels bedingt, welcher den Holzkörper der ein Jahr jüngeren Pflanze bekleidet, wobei nicht nur die Dicke dieses Holzmantels an jedem Baumtheile, sondern auch die mit jedem Jahre um einen Längentrieb zunehmende Baumhöhe berücksichtigt werden muss.

Die Zuwachsgrösse ist verschieden zunächst nach Holzart, indem es schnell und langsam wachsende Pflanzenarten giebt. Bezüglich unserer Bestand bildenden Waldbäume ist der Gedanke ausgesprochen, dass zwar die Volumproduction auf gegebener Bestandesfläche nach Holzart verschieden sei, dass aber die Substanzproduction sich annähernd gleich verhalte, indem die schnellwüchsigen Holzarten in der Regel specifisch leichteres, d. h. locker gebautes Holz besässen, als die langsamer wachsenden Harthölzer. Dies ist nun in der That nicht zutreffend. Auf gleichem Standorte erzeugte ein 60jähriger Fichtenbestand im Vergleich zu einem gleich alten Rothbuchenbestande 2,78 mal mehr Holzvolumen und 1,8 mal soviel Trockensubstanz.

Neben den specifischen Wuchsverschiedenheiten bestehen auch individuelle, welche zu Rasseneigenthümlichkeiten werden können. Beide sind naturgemäss schon im Samenkorn vorhanden, sprechen sich sogar in dessen Grösse oft genug aus. So ist experimentell bewiesen, dass grossfrüchtige Eichen zuwachsfähigere Nachkommen hatten, als kleinfrüchtige. Der norwegische Fichtensamen ist auffallend kleinkörnig; die daraus erwachsenden Pflanzen sind wenigstens in den ersten Jahren schlechtwüchsig, und dürfte deshalb deren Anbauwürdigkeit zweifelhaft sein. Ob diese schlechtwüchsige Varietät im Norden durch Zufall oder durch Adaption an die ungünstigen Standortsverhältnisse entstanden ist, ist schwer festzustellen.

Wahl der Samen von individuell zuwachsfähigen Bäumen ist in der Folge mehr in's Auge zu fassen, als bisher geschah. Die individuelle Wuchsverschiedenheit tritt meist schon in Saat- und Pflanzbeeten zum Vorschein und fordert dazu auf, dem Beispiele der Spartaner zu folgen und alle Schwächlinge so früh als möglich zu beseitigen, um nur zuwachsfähige Individuen in den Wald zu verpflanzen.

Digitized by Google

Ein wichtiger Vorzug der natürlichen Verjüngung vor der künstlichen, der Saat gegen die weitständige Pflanzung, besteht in der weit grösseren Zahl zuwachsfähigerer Individuen, welche mit der grösseren Pflanzenzahl auf einer gegebenen Bodenfläche emporwachsen. Dass dieser Vortheil theilweise dadurch wieder verschwindet, dass allzu enger Stand in der Jugend die Entwicklung der einzelnen Pflanze hemmt, bedarf kaum der Erwähnung. Auch in älteren Beständen beruhen die Wuchsverschiedenheiten der einzelnen Bäume nur zum Theil auf Zufälligkeiten im Standorte, zum grössten Theil dagegen auf individuellen Verschiedenheiten. Durch successiven Aushieb der Schwächlinge bei den Durchforstungen verbleiben bis zum Abtriebe im Wesentlichen nur die schnellwüchsigsten Bäume übrig. Auch einen geringwüchsigen Baum kann man durch Freistellung zu beschleunigtem Wuchse anregen, doch wird derselbe unter gleichen Verhältnissen nicht den Zuwachs zeigen, den ein individuell zuwachsfähiger Baum erreicht.

Die Zuwachsgrösse hängt ferner ab von der Beschaffenheit des Bodens, dessen Tiefgründigkeit, Frische und Nährstoffgehalt, sie hängt ab von dem Klima, wobei nicht nur Höhe, Dauer und Vertheilung der Wärme von Bedeutung sind, sondern auch die Feuchtigkeit der Luft einen wichtigen Einfluss ausübt. Dabei sind die einzelnen Jahrgänge und deren Witterungscharakter von grosser und verschiedenartiger Einwirkung. Leider fehlen exacte Untersuchungen hierüber noch fast ganz.

Nasskalte Jahre drücken den Zuwachs oft erheblich herab, so z. B. bei der Rothbuche im Jahre 1888 auf 80% der Vorjahre, während die Fichte in gleicher Lage die normale Ringbreite zeigte. Sehr trockene Jahre schädigen den Zuwachs auf Böden, welche wegen geringerer Frische in solchen Jahren den Bäumen weniger Nährstoffe zuführen können.

Es erscheint wünschenswerth, dass für die wichtigeren Holzarten der Einfluss des Witterungscharakters eines Jahres noch genauer festgestellt wird.

Ein Blüthe- und Samenjahr wirkt ungünstig auf den Zuwachs, da ein grosser Theil der Assimilationsproducte dem Cambium verloren geht und zur Samenerzeugung verwendet wird. Es äussert sich dies schon durch einen frühzeitigen Blattabfall der Samen-

Digitized by Google

bäume. Der Zuwachs in einem Buchensamenjahr kann auf die Hälfte des normalen Zuwachses hinabsinken.

Die Grösse des jährlichen Zuwachses hängt ferner von der Grösse des Standraumes und der dadurch bedingten Entwicklung der Krone und der Wurzel ab. Was zunächst den Wurzelnährraum betrifft, so tritt daselbst eine Concurrenz ein zwischen den Wurzeln benachbarter Pflanzen derselben oder verschiedener Art, und kann selbst ein Unterwuchs, welcher die Kronenentwicklung eines Baumes in keiner Weise stört, den Zuwachs desselben schädigen. Der Aushieb solcher unterdrückten Bäume in den Durchforstungen fördert vielleicht in höherem Grade den Wuchs des Bestandes durch Erweiterung des unterirdischen Nährraumes, als des oberirdischen Kronenraumes.

Die Grösse des oberirdischen Ernährungsraumes bedingt im Wesentlichen die Lichtwirkung, und diese hat eine grössere oder kleinere Blattfläche zur Folge.

Je grösser letztere, um so geeigneter ist die Baumkrone, unter Mitwirkung der von den Wurzeln aufgenommenen Nährstoffe, organische Substanz zu erzeugen.

Besitzt der Baum soviel Blattfläche und ist diese in dem Grade beleuchtet, dass bei voller Assimilationsthätigkeit die Nährstoffe des Bodens gerade verarbeitet werden können, so besteht Gleichgewicht zwischen Blatt- und Wurzelvermögen. Je grösser beides ist, um so grösser ist der Zuwachs des Baumes.

Bei freiem Stande eines Baumes entwickelt sich derselbe mit weitaus grösserer Geschwindigkeit, als im geschlossenen Bestande, wo der Standraum ober- und unterirdisch eingeengt ist. Vergrössert sich einseitig das Blattvermögen in höherem Grade, als das Wurzelvermögen, so bleibt der Zuwachs auf einer geringeren Stufe stehen, als der Blattflächengrösse entspricht. Die Blätter, unter dem Einflusse voller Lichtwirkung entstanden, arbeiten nicht mit voller Kraft. Solche Bäume können aufgeästet werden, ohne im Zuwachs zu verlieren, vielmehr arbeitet der verbleibende Blattrest nun mit voller Kraft und erzielt den gleichen Effect, wie zuvor die ganze Krone. Ausästung schädigt aber in jedem Falle, in welchem das Blattvermögen so vermindert wird, dass die aus der Wurzel zugeführten Nährstoffe nicht mehr ganz verwerthet werden können. Bei allen im Bestandesschlusse erwachsenen Bäumen ist

Digitized by Google

die Krone in der Regel so klein und so mangelhaft beleuchtet, dass eine Verminderung der Blattmenge auch eine Zuwachsabnahme, eine Lichtstellung dagegen Zuwachssteigerung zur Folge hat.

Wird durch Abtrieb eines Bestandes der Boden mit seinen Humusvorräthen der Einwirkung der Atmosphärilien ausgesetzt, so erfolgt eine schnelle Zersetzung derselben; die dadurch im Boden frei werdenden anorganischen Nährstoffe ernähren die Wurzel in so reichlichem Maasse, dass die Blätter, obgleich sie in den ersten Jahren sich noch nicht bemerkenswerth vermehrt haben, doch mit voller Arbeitskraft das Doppelte und Vielfache des bisherigen Zuwachses produciren, und den sogenannten Lichtstandszuwachs veranlassen. Dieser ist eine vorübergehende, von der Blattflächenzunahme unabhängige Productionssteigerung, die aufhört, sobald die Humusvorräthe erschöpft sind. Auf leichteren Böden verschwindet er nach wenigen Jahren, auf besseren Böden zuweilen erst nach 10 und mehr Jahren. Bei Oberständern des Mittelwaldes und bei älteren Kiefern beruht die nach der Freistellung hervortretende Zuwachssteigerung lediglich auf Lichtstandszuwachs, bei anderen Bäumen, deren Krone sich nach der Freistellung schon nach wenigen Jahren bedeutend vergrössert, vereinigt sich mit dem allmälig wieder verschwindenden Lichtstandszuwachse der Freistandszuwachs, d. h. die Zuwachssteigerung in Folge vergrösserter Krone und Wurzel. Da letztere bleibt, tritt das Verschwinden des ersteren nicht immer deutlich hervor.

Endlich ist auch noch das Baumalter bestimmend für die Zuwachsgrösse. Mit der alljährlichen Zunahme der Baumkrone und der Wurzel vergrössert sich auch der Zuwachs eines Baumes, und so lange jene Zunahme währt, findet auch oft bis zu vielhundertjährigem Alter eine Steigerung des Zuwachses statt. 400jährige Fichten und Tannen, welche frei im Plänterwalde stehen, die ebenso alten Eichen des Spessart, 200—300jährige Rothbuchen, lassen einen noch immer steigenden Zuwachs erkennen.

Eine Abnahme tritt erst ein in Folge von Erkrankungen des Baumes und der Wurzel, oder in der Regel durch Verschlechterung des Bodens, durch Wachsthumsbehinderung von anderen benachbarten Bäumen u. s. w.

Im Vorstehenden haben wir gesehen, dass die Zuwachsgrösse

Digitized by Google

eines Baumes von ungemein verschiedenen Verhältnissen abhängig ist, nämlich von Holzart, von Wuchsvarietäten, von individuellen Eigenthümlichkeiten, vom Boden, Klima im Allgemeinen und von dem Witterungscharakter eines Jahres, von dem Eintritte eines Samenjahres, von der Grösse des unterirdischen und oberirdischen Standraumes und der damit in Beziehung stehenden Grösse des Wurzelvermögens und Blattvermögens, und endlich vom Baumalter und dem damit oft im Zusammenhange stehenden Gesundheitszustande.

Für den Forstmann hat es nicht allein ein grosses Interesse, zu erfahren, wie sich unter verschiedenen Verhältnissen der Zuwachs eines einzelnen Baumes entwickelt, sondern mehr noch zu wissen, wie sich die wichtigeren Waldbäume im geselligen Verbande zum Bestande von ihrer Jugend auf bis zum höheren haubaren Alter entwickeln, und wie sich der Zuwachsgang eines Bestandes in seinen verschiedenen Altersstufen, auf verschiedenen Böden, bei verschiedenen Klimaten, im dichteren oder lichteren Schlusse gestaltet.

Dieses darzustellen ist die Aufgabe von Localertragstafeln, die gleichsam Bestandesbiographien sein sollen, aus denen man sich ein möglichst vollständiges Bild eines Bestandes unter ganz bestimmten, örtlich gegebenen Verhältnissen für jede Altersstufe zu verschaffen im Stande ist.

Es sei hier nur angedeutet, dass wir nur dann im Stande sind, die verschiedenaltrigen Repräsentanten, d. h. die jüngeren und älteren Bestände einer Holzart, die zur Aufstellung einer Erfahrungstafel dienen sollen, mit einiger Sicherheit aufzufinden, wenn wir uns bei der Auswahl auf ein möglichst eng begrenztes Waldgebiet beschränken, wo eine ganze Reihe von den Wuchs beeinflussenden Factoren die grösste Aehnlichkeit haben.

Stellt man dagegen die Bestände aus verschiedenen, entfernt von einander gelegenen Gebieten zusammen, so hat man in dem Wachsthumsresultate die Einflüsse abweichender Böden und Klimaart, verschiedener Begründungs- und Durchforstungsweisen vor sich, und es ist unmöglich, nach irgend einem einzelnen Merkmale die Bestände herauszufinden, welche als jüngere Altersstufen eines bestimmten Bestandes (Weiserbestandes) betrachtet werden dürfen.

Digitized by Google

§ 43. Die Form des Jahrringes.

Das Resultat der cambialen Thätigkeit eines jeden Jahres ist, insoweit es sich um die Vergrösserung des Holzkörpers handelt, ein Holzmantel, der sich im Querschnitt des Stammes oder Astes als Jahresring zu erkennen giebt. Was zunächst die Breite dieses Ringes betrifft, so bildet diese naturgemäss nur in Verbindung mit der Kenntniss des Stammumfanges oder Stammdurchmessers einen Maassstab für die Grösse des Zuwachses an dem betreffenden Stammtheile. Da mit jedem Jahre der Axentheil dicker wird, so vermindert sich in der Regel die Ringbreite von innen nach aussen auch dann noch, wenn der Zuwachs selbst von Jahr zu Jahr grösser wird. Die Ringbreite bleibt sich gleich, wenn der Zuwachs in demselben Tempo wächst, in welchem die Grösse der Querscheibe zunimmt. Wächst z. B. die Querscheibe durch den neuen Holzring um 5% ihrer Fläche, so wird auch der Jahreszuwachs um 5% grösser sein, wie der des vorangegangenen Jahres, falls die Ringbreite dieselbe geblieben ist.

Will man ermitteln, ob der Zuwachs an einem Baumtheile in der Abnahme oder Zunahme begriffen ist, ob derselbe in verschiedenen Baumhöhen gleich ist oder Verschiedenheiten zeigt, dann ist es desshalb einfacher, dies nicht in der Breite des Jahrringes, sondern in der Grösse der Querfläche, welche derselbe einnimmt, zum Ausdruck zu bringen. Vergleicht man die Ringbreiten einer dicht über dem Boden entnommenen Querscheibe unter einander, so zeigen die innersten Ringe in der Regel eine geringe Breite, da sie dem schwachwüchsigen, ersten Jugendstadium angehören. Dann tritt aber in der Regel bald eine Maximalbreite ein, von wo an die Ringe nach aussen allmälig abnehmen, obgleich, wie oben gesagt, der Querscheibenzuwachs oft 100 und mehr Jahre noch zunimmt.

Die Regelmässigkeit in der Abnahme der Ringbreite wird vielfach für einzelne Ringe oder für längere Perioden unterbrochen durch die oben aufgezählten, den Wuchs fördernden oder beeinträchtigenden, äusseren Einflüsse. Querscheiben aus höheren Baumtheilen entnommen, zeigen dagegen oftmals schon in den ersten, d. h. innersten Jahrringen die grösste Breite, weil sie gebildet wurden zu einer Zeit, in welcher der Baum schon im kräftigen Wuchse stand.

Digitized by Google

Bäume des Plänterwaldes, insbesondere Fichten zeigen oft 100 Jahre und länger nacheinander fast die gleiche Ringbreite, weil sie aus einer trägwüchsigen Jugendzeit ganz allmälig zu immer gesteigertem Zuwachse sich hinaufarbeiten, der ein Sinken der Ringbreite verhindert.

Die Gestalt des Ringes und des Baumes ist nur in äusserst seltenen Fällen der Kreisform sehr nahe kommend, Abweichungen von dieser Form bilden vielmehr die Regel.

Bäume, welche eine tiefrissige Borke bilden, lassen häufig (Spitzahorn) deutlich erkennen, dass unter jedem Borkenrisse der Ring ein wenig nach aussen sich verdickt hat (Kleinwelligkeit), was auf Rechnung eines hier verminderten Rindendruckes zu setzen ist. Dahingegen ist Grosswelligkeit oder Spanrückigkeit eine specifische Eigenthümliehkeit mancher Holzarten (Carpinus, Taxus).

Die in den Blättern der Baumkrone erzeugten Bildungsstoffe wandern im Basttheile abwärts und folgen hierbei der Richtung der Organe. Treten keine Hindernisse in der Abwärtsbewegung ein, dann wandern die auf einer bestimmten Seite der Baumkrone erzeugten Stoffe genau in lothrechter Richtung abwärts, wenn der Längsverlauf der Organe ein lothrechter ist. Zeigt der Baum Drehung, dann bewegen sich auch die Bildungsstoffe in einer spiraligen Richtung um den Stamm abwärts.

Aus dem Gesagten erklären sich mannigfache Erscheinungen der Excentricität des Jahrringbaues. An einseitig beasteten oder beleuchteten Bäumen entwickelt sich in der Regel der grössere Zuwachs an der beasteten Seite, doch kommen häufige Ausnahmen vor, die wahrscheinlich auf den schrägen Verlauf der Organe zurückzuführen sind, da oft periodisch der grössere Zuwachs mit der Baumseite wechselt und in den verschiedenen Baumhöhen der grössere Zuwachs auf ganz verschiedenen Seiten zu finden ist. Ob die ausgesprochene Vermuthung, das häufig verminderte Dickenwachsthum der Südseite der Bäume sei einem hemmenden Einflusse der directen Sonnenwirkung zuzuschreiben, begründet ist, wäre noch näher zu prüfen.

Am unteren Stammende zeigen sich grosse Unregelmässigkeiten im Jahrringsverlaufe, welche durch die Ansatzstellen der grösseren Wurzeln hervorgerufen werden, welche an der Oberseite

Digitized by Google

besonders im Wuchse gefördert sind. Zwischen den hervorspringenden Ausbauchungen entstehen oft genug Stellen, an denen überhaupt von einer gewissen Zeit an gar kein Zuwachs mehr möglich ist. Abgesehen davon werden Excentricitäten gesetzmässiger Natur an steilen Hängen hervorgerufen und ist der Zuwachs an der Bergseite fast immer grösser als an der Hangseite, weil an der Oberseite des Wurzelstockes die Wurzeln viel kräftiger sich zu entwickeln pflegen, als an der Unterseite. Während jene tief in den Boden eindringen, bleiben letztere mehr in der Oberfläche des Hanges hinkriechend. An schiefstehenden Bäumen, also etwa an solchen, welche durch Sturm gedrückt sind, ist bei Nadelholzbäumen die Unterseite gefördert, bei Laubholzbäumen dagegen die Oberseite.

Dasselbe zeigt sich an schräg oder horizontal gestellten Aesten. Die Aeste der Nadelhölzer sind immer hyponastisch, d. h. die Jahrringe sind auf der Unterseite breiter als auf der Oberseite. Die Aeste der Laubhölzer zeigen dagegen grössere Ringbreite auf der Oberseite; sie sind epinastisch. Der Grund dieser Verschiedenheiten bei Laub- und Nadelholzbäumen ist noch nicht aufgeklärt.

§ 44. Vertheilung des Zuwachses am Baume.

Um die Verschiedenheiten zu erklären, welche das Dickenwachsthum in den einzelnen Höhen eines Baumes erkennen lässt, muss man sich vergegenwärtigen, dass dasselbe bedingt ist einerseits durch die Menge der demselben zuwandernden Bildungsstoffe, andererseits durch die Zeit, welche der betreffenden Cambialregion geboten ist, diese Stoffe durch die Processe der Zelltheilung und des Zellwachsthums zu verwerthen und endlich durch die Temperaturverhältnisse, unter denen diese Wachsthumsprocesse vor sich gehen. Was zunächst die Baumkrone betrifft, so ist naturgemäss der Zuwachs in den einzelnen Aesten ein sehr verschiedener, doch gilt als Gesetz, dass innerhalb derselben die Grösse des Zuwachses von der Spitze zur Basis hin wächst, da mit jedem neuen beblätterten Zweige dem Muttersprosse und somit auch dem Hauptstamme neue Bildungsstoffe zugeführt werden. Bezüglich der Ringbreite ist nichts zu sagen, da ja dieselbe allzusehr von der Dicke der Sprosse abhängig ist. Solche Bäume, welche, im freien

Digitized by Google

Stande erwachsen, bis zu ihrem Fusse mit belaubten Aesten bedeckt sind, verhalten sich wie eine Baumkrone, und in der Regel nimmt bei ihnen der Zuwachs vom Gipfel bis zum Wurzelstocke so schnell an Grösse zu, dass sogar die Ringbreite eine nach unten zunehmende ist.

Andere Verhältnisse treten bei solchen Bäumen auf, bei denen ein mehr oder weniger grosser, unterer Schafttheil astfrei ist.

Der astfreie Schaft, zunächst mit Ausschluss des untersten Theiles, des Wurzelanlaufes, zeigt zwei verschiedene Wuchsformen, je nachdem die Baumkrone eine sehr schwache oder eine kräftig entwickelte ist.

Bäume, welche im geschlossenen Bestande beim Kampfe mit den kräftigeren Nachbarstämmen mehr oder weniger unterdrückt worden sind und eine nur schwache Krone besitzen, desgl. solche Bäume, welche stark ausgeästet worden sind, zeigen einen Zuwachs, der im oberen, an die Krone anstossenden Theile am grössten ist, von da nach abwärts sich stetig verringert und in Fällen sehr starker Unterdrückung oder Ausästung überhaupt nicht mehr bis zum Fusse des Stammes sich erstreckt. Die in den Blättern der Krone producirten Bildungsstoffe werden bei ihrem Abwärtswandern von den Zellen des Cambiummantels schon in den oberen Schafttheilen zum grössten Theile verbraucht und gelangt nur ein geringer Theil bis in die unteren Baumtheile, ja es können alle Bildungsstoffe unterwegs verbraucht werden, so dass der untere Stammtheil gar keinen Jahrring bildet. In der Regel wird das damit verbundene Aufhören des Wurzelwachsthums nach einigen Jahren das Verdörren der Stämme nach sich ziehen, da die nicht mehr wachsende Wurzel bald ihre Fähigkeit der Wasser- und Nährstoffaufnahme verliert. Da aber im geschlossenen Waldbestande die Wurzeln der Bäume untereinander vielfach verwachsen sind, so können sich viele Stämme mit aussetzender Jahrringbildung noch längere Zeit, ja selbst über ein Jahrzehnt hinaus am Leben erhalten, indem ihre Wurzeln durch Nährstoffzufuhr von den Wurzeln benachbarter Bäume wenigstens theilweise am Leben erhalten werden. Physiologisch interessant ist die Thatsache, dass ein Cambiummantel Jahrzehnte, ja mehrere Jahrzehnte sich am Leben erhalten kann, ohne Zuwachs zu zeigen, während eine später wieder eintretende Nahrungszufuhr denselben

Digitized by Google

zu erneuter Zuwachsthätigkeit befähigt; forstlich beachtenswerth ist sie, insofern sie uns veranlassen muss, bei Altersermittelungen der Bestände die stark unterdrückten Bäume unberücksichtigt zu lassen, da Jahrringszählungen des Stockes solcher Bäume leicht ein um 10 Jahre zu niederes Lebensalter ergeben können.

Bei kräftig entwickelter Baumkrone zeigt der Schaft die entgegengesetzte Wuchsform.

Naturgemäss ist in der Regel die Ringbreite im oberen Schafttheile am grössten, weil hier — abgesehen von ganz freistehenden Bäumen — der Zuwachs am frühesten beginnt, zu einer Zeit, wo im unteren Stammtheile noch nicht die erforderliche Temperatur in der Cambialregion herrscht; weil ferner der Cambiummantel dort am kräftigsten ernährt wird. Alle aus der Krone abwärts wandernden Bildungsstoffe strömen an dem Cambiummantel der oberen Schafttheile vorüber, und kann derselbe seinen vollen Bedarf aus diesen befriedigen, ohne natürlich über ein gewisses Maass hinaus dadurch zur Verdickung angeregt zu werden. Je weiter abwärts, um so grösser wird der Rindenmantel, und die Bildungsstoffe vertheilen sich auf eine grössere Strombahn; abgesehen von seltenen Ausnahmefällen werden die einzelnen Cambialzellen nicht mehr so reichlich ernährt, wie im oberen Stammtheile, die Ringbreite nimmt desshalb ab. Trotzdem nimmt aber der Zuwachs, je weiter nach unten, um so mehr zu, da die Summe der bei der Zellbildung zur Verwendung kommenden Baustoffe nach unten sich steigert. Der Umfang des Cambiummantels ist ja unten ein grösserer. Nur in seltenen Fällen und zwar bei ganz freistehenden, insbesondere solchen Bäumen, welche aus geschlossenem Bestande freigestellt worden sind, steigert sich der Zuwachs nach unten in dem Grade, dass sogar die Ringbreite grösser wird, als sie im oberen Schafttheile ist. Der sogenannte Lichtstandszuwachs hat in der Hauptsache eine Zunahme der Ringbreite im unteren Stammtheile zur Folge, die wir schon Seite 231 zu erklären versucht haben, wogegen umgekehrt Ausästung den Zuwachs oft nur unten schädigt, die Ringbreite in der Baumkrone sogar zu steigern vermag (siehe Seite 178).

Ganz eigenthümlich verhält sich der Zuwachs des unteren Stammtheiles bei den meisten dominirenden Bäumen insofern, als derselbe im jüngeren Alter auf geringe Höhe, bei älteren Bäumen

Digitized by Google

aber oft auf 2—3 m vom Erdboden aufwärts erheblich schneller sich verdickt, als der höher gelegene Schafttheil. Dies kann in manchen extremen Fällen, besonders bei der Fichte, zu ersichtlichen, bauchigen Anschwellungen führen. Auch nach Lichtstellungen der Bäume ist es in der Regel das untere, einige Meter lange Stammende, das eine enorme Zuwachssteigerung erkennen lässt. Eine allseitig befriedigende Erklärung hierfür zu geben, ist zur Zeit noch nicht möglich. Wir wissen, dass die cambiale Thätigkeit der Wurzeln um mehrere Monate später eintritt, als der Zuwachs des oberirdischen Stammes. Solange nun die Wurzeln keine Verwendung für Bildungsstoffe haben, können diese nicht in dieselben eindringen und damit steht es vielleicht in Beziehung, dass im unteren Stammtheile die Bildungsstoffe sich gleichsam anhäufen, zurückstauen und das Cambium daselbst kräftiger ernähren, als in den oberen Schafttheilen. Sehr auffällig wird diese Stammanschwellung bei solchen älteren Fichten, deren in die Tiefe gehenden Wurzeln an der Wurzelfäule zu Grunde gegangen sind. Vielleicht wirkt die Verminderung der Wurzeln dahin, dass der von diesen nicht mehr verwendete Theil der Bildungsstoffe nun auch den unteren Stammtheilen zu Gute kommt. Die gewaltige Zuwachssteigerung des unteren Stammendes nach plötzlicher Lichtstellung und dadurch bedingter, lebhafter Bodenthätigkeit deutet aber darauf hin, dass die von den Wurzeln aufgenommenen mineralischen Nährstoffe und Stickstoffverbindungen bei ihrem Aufwärtswandern wenigstens zum Theil schon im Wurzelstock einen günstigen Einfluss auf den Zuwachs ausüben, indem sie hier einen Theil der aus der Baumkrone zugeführten Kohlenhydrate in Eiweissstoffe umwandeln und dadurch die cambiale Thätigkeit fördern. Bei freier Stellung der Bäume wirkt vielleicht auch die directe Insolation der unteren Stammtheile und der umgebenden Bodenschichten fördernd auf die Zuwachsthätigkeit, insofern eine frühzeitige Erwärmung und damit eine früher beginnende Zuwachsthätigkeit hier eintritt.

§ 45. Die Verschiedenheiten im Holze desselben Jahrringes.

Innerhalb eines und desselben Jahrringes sind die Gewebsformen fast niemals gleichmässig vertheilt, vielmehr lässt das zu Beginn der Vegetationsthätigkeit entstandene Holz in der Regel

Digitized by Google

andere oder anders ausgebildete Organe erkennen, als das im Hochsommer und endlich das im Nachsommer entstandene Holz. Es darf hier auf das verwiesen werden, was in § 14 ausgeführt und durch Abbildungen erläutert worden ist. Bei den Nadelhölzern, deren Jahrring abgesehen von dem bei vielen derselben vereinzelt auftretenden Strangparenchym nur aus Tracheiden besteht, zeichnen sich gesetzmässig die zuerst aus ge-

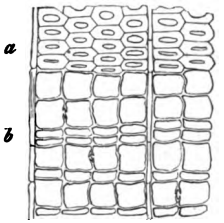


Fig. 95.
Erklärung siehe Fig. 54.

bildeten Organe durch Weitlumigkeit und Dünnwandigkeit sowie durch eine Gestalt aus, die im Querschnitt nahezu isodiametrisch ist. Die Entwicklung dieser als Rundfaserschicht, passender vielleicht als Frühjahrsholzschicht bezeichneten Region ist eine sehr verschieden starke. Bei schlecht ernährten Bäumen oder Baumtheilen folgt auf diese Zone unmittelbar eine fast ebenso dünnwandige Breitfaserschicht, deren Tracheiden

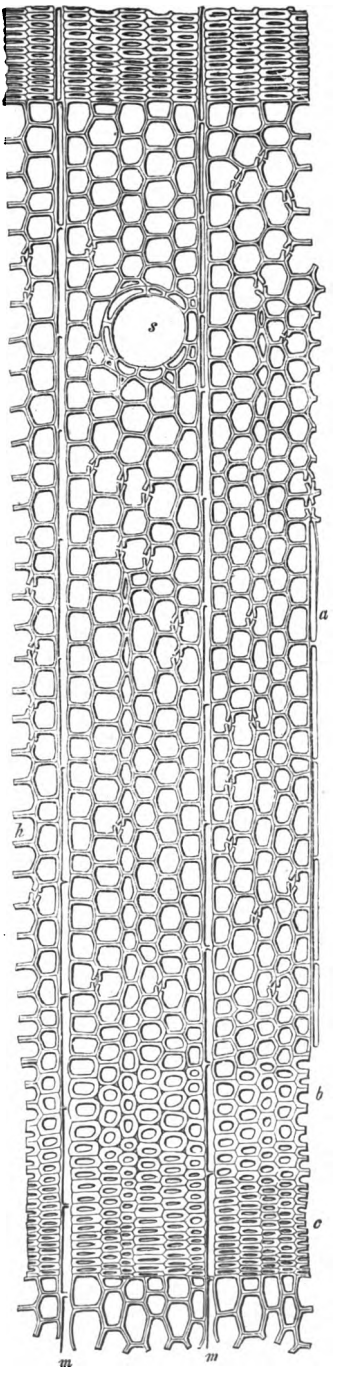


Fig. 96.
Erklärung siehe Fig. 52.

Digitized by Google

im Querschnitt zwar ebenso breit wie die Rundfasern, deren radialer Durchmesser aber sehr gering entwickelt ist.

An alten Wurzeln, an sehr alten Bäumen oder in pathologischen Fällen, z. B. unterhalb geringelter Baumtheile, besteht der Jahrring oft nur aus einer dünnwandigen Rundfaser und einer dünnwandigen Breitfaser (Fig. 95).

Ist die Ernährung des Cambiummantels eine gute, dann sieht man schon in der Region der Rundfaserschicht die Wandungen sich verdicken. Bei gut ernährten Bäumen kann man somit drei Regionen unterscheiden, eine dünnwandige, weitlumige Frühjahrszone (Fig. 96 a), eine dickwandige, englumige aus Rundfasern bestehende Sommerholzzone (Fig. 96 b) und eine dickwandige englumige Breitfaserschicht (Fig. 96 c) oder Herbstholzzone.

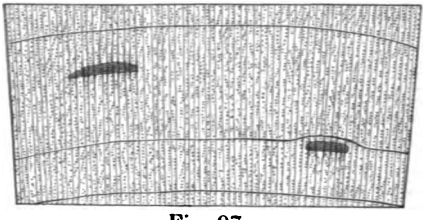


Fig. 97.
Birkenholz.

Je mehr ein Baum bei guter Ernährung transpirirt, um so grösser ist die Region a, je weniger er bei guter Ernährung verdunstet, um so mehr prävalirt verhältnissmässig die Region b. Die Festigkeit des Holzes, die sich im specifischen Trockengewicht ausdrückt, hängt somit nicht von dem Verhältniss der Rundfaser- zur Breitfaserschicht, sondern von der Dickwandigkeit der Organe ab.

Bei den Laubholzbäumen treten weit mannigfaltigere Verhältnisse auf. Eine Breitfaserschicht in dem Sinne, wie bei den Nadelhölzern giebt es nicht. Nur die letzten oder wenige der letzten Organe im Radius zeigen eine merkbare Verkürzung ihres radialen Durchmessers, die aber doch nur als eine äusserst zarte Grenzlinie des Jahrringes hervortritt (Fig. 102 u. 103). Es giebt Holzarten, bei denen die verschiedenen Elementarorgane, d. h. die Gefässe, die Tracheiden, Sclerenchymfasern und das Strangparenchym ziemlich gleichmässig im ganzen Jahresringe vertheilt sind (Fig. 97). Es sind dies,

Digitized by Google

fast ausschliesslich Bäume ohne Kernholz. Bei andern Bäumen erkennt man, dass die inneren Holzschichten im Allgemeinen mehr und weitere Gefässe haben als die äusseren Sommerholzschichten, dass auch die dünnwandigen Tracheiden und das Strangparenchym im Frühjahrsholze reichlicher auftritt, als im Sommerholze, in welchem die dickwandigen Sclerenchymfasern mehr prävaliren. Dies gilt für zahlreiche Bäume, welche nicht einen bestimmt hervortretenden Frühjahrsporenkreis haben, z. B. für die Rothbuche (Fig. 98). Auch giebt es Holzarten, bei denen zwar die Organe ziemlich gleichmässig durch den ganzen Ring vertheilt sind, aber alle Organe, insbesondere die Tracheiden, Sclerenchymfasern und das Strangparenchym an Dickwandigkeit nach aussen zunehmen.

Etwa die Hälfte unserer deutschen Holzarten, und zwar sind es fast sämmtliche Kernholzbäume, zeichnet sich dadurch aus, dass

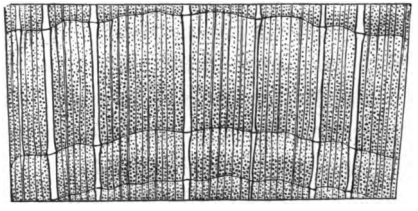


Fig. 98.
Holz der Rothbuche.

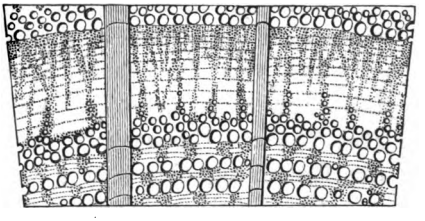


Fig. 99.
Eichenholz.

in jedem Frühjahre sich zunächst zahlreiche Gefässe bilden, die auch durch Weitlumigkeit ausgezeichnet sind. Durch Reichthum oder Grösse der Gefässe entsteht der Frühjahrsporenkreis, der die Ringe scharf von einander trennt. Je weiter nach aussen, um so kleiner und sparsamer werden die Gefässe, und um so mehr prävaliren die dickwandigen und englumigen Organe (Fig. 99).

Sowohl beim Nadelholze als beim Laubholze ist die Wandungssubstanz immer von fast gleichem specifischen Gewichte. — Das Gewicht gleich grosser Holzstücke ist aber sehr verschieden je nach dem Verhältnisse, welches zwischen Wandungssubstanz und Innenraum der Organe besteht, und dieses Verhältniss wird bestimmt durch Holzart, Baumalter, Baumtheil, Erziehungsart und Standort. Wir können durch Ermittelung des specifischen Trockengewichtes die Verschiedenheiten im Bau des Holzes zum Ausdruck bringen, der um so wichtiger ist, als gleichzeitig das spec. Gewicht

Digitized by Google

der Ausdruck für eine Reihe der wichtigsten mechanischen Eigenschaften, nämlich der Brennkraft, der Härte, Festigkeit, Schallleitung u. s. w. ist.

Allerdings können wir das Gewicht nur für dieselbe Holzart als Maassstab benutzen, da wenigstens eine Reihe von Eigenschaften, z. B. die Festigkeit, Härte u. s. w., von anatomischen und chemischen Eigenthümlichkeiten der Species bedingt werden. Man kann mithin nicht das Gewicht als Maassstab für die mechanischen Eigenschaften der verschiedenen Holzarten unter einander benutzen.

Bevor wir auf die Verschiedenheiten des Holzes derselben Holzart auf Grund der spec. Gewichtsverschiedenheiten eingehen, erscheint es nothwendig, die Frage zu beantworten, wie sich die Verschiedenheiten im Ringe selbst erklären.

Zunächst giebt es anatomische Verschiedenheiten der Organe eines Jahrringes, welche der Art oder Gattung angehören.

Bei den Nadelholzbäumen ist das Auftreten einer Breitfaserschicht eine angeborene, auf äussere Einflüsse nicht zurückführbare Eigenschaft, da sie immer auftritt, auch dann, wenn die Ernährung eine sehr gute oder eine sehr schlechte ist.

Bei den Laubhölzern fehlt eine entsprechende Breitfaserschicht und sind nur einige Zellen an der Ringgrenze etwas radial verkürzt Die Art und Vertheilung der verschiedenen Organe ist eine für Species und Gattung der Holzart charakteristische und von äusseren Einflüssen unabhängige, und kann man ja hiernach die verschiedenen Holzarten meist schon makroskopisch von einander unterscheiden*). Es gilt für sie dasselbe, was für die Vertheilung von Rund- und Breitfasern beim Nadelholze gesagt wurde.

Die Verschiedenheiten in der Art, Grösse und Zahl der Organe im Frühlings- und im Sommerholze des Jahrringes auf äussere Einflüsse zurückzuführen, haben zuerst Sachs und H. de Vries versucht, indem sie den Rindendruck als Ursache dieser Verschiedenheiten bezeichneten. Es ist bekannt und unbestreitbar, dass der Rindenmantel durch die Nothwendigkeit, sich mit der Verdickung des Stammes auszudehnen, wenigstens in dem äusseren, zumal abgestorbenen und aus Korkhaut oder Borke bestehenden

*) R. Hartig. Die anatom. Unterscheidungsmerkmale der in Deutschland wachsenden Hölzer. III. Aufl. München 1890.

Digitized by Google

Theile in einem gewaltsam expandirten Zustande befindet, also einen Druck auf die jüngeren Theile der Rinde, wahrscheinlich auch auf den Cambiummantel ausübt. Diese mit Protoplasma und Zellsaft erfüllten Organe überwinden den Druck vermöge ihrer Turgescenz und veranlassen die Ausdehnung der lebenden äusseren Rindentheile durch Zellwachsthum und Zelltheilungsprocesse, nöthigen die abgestorbenen Hautgewebschichten zum Aufreissen oder Abschülfern. Bei Beginn einer jährlichen Vegetationsperiode üben nach der Annahme von de Vries die äusseren Rindentheile einen Minimaldruck auf das Innere aus, indem nahezu neun Monate lang das Dickenwachsthum unterbrochen war, die verschiedenartigsten äusseren Einflüsse die elastische Ausspannung der Hautgewebe abschwächten. Dahin gehöre schon in erster Linie die mit dem Wechsel der Temperatur verbundene öftere Ausdehnung wie Contraction, die Einwirkung des Flechten- und Pilzwuchses auf die äussere Korkschicht, das Eindringen und Gefrieren von Wasser in der Borke und den Korkhautrissen u. s. w. Mit der Entstehung des neuen Jahrringes werde die Rinde wieder ausgedehnt, der Druck vermehre sich fortdauernd, bis er ein Maximum beim Aufhören der jährlichen Dickenwuchsperiode erreiche.

Dieser zunehmende Rindendruck soll nun bewirken, dass die Organe des Holzes sich gegen das Ende der Jahrringbildung nicht mehr wie im Frühjahre radial auszudehnen im Stande seien, dass sich anstatt der Rundfasern Breitfasern bilden.

Diese Rindendrucktheorie habe ich schon vor mehr als 10 Jahren in Frage gestellt, einmal, weil ich die Verschiedenheiten im Charakter des Frühlings- und Sommerholzes schon damals auf Verschiedenheiten in der Ernährung des Cambiummantels zurückführte, sodann weil in der That bei den Laubhölzern eine Verkürzung des radialen Durchmessers der Organe im Sommerholze nicht eintritt. Neuerdings hat Krabbe experimentell nachgewiesen, dass der Rindendruck thatsächlich im Verlaufe der Vegetationszeit sich nahezu gleichbleibt oder doch so geringen Schwankungen unterworfen ist, dass damit jene Theorie als beseitigt angesehen werden kann.

Um die Jahrringsbildung zu erklären, kommen, wie ich gezeigt habe, zwei ganz verschiedene, in der Regel gleichzeitig neben einander bestehende Einflüsse in Betracht. Die Bewegung des Trans-

Digitized by Google

pirationsstromes im Holzkörper der Bäume findet, wie wir gesehen haben, vorwiegend in den jungen Holzschichten statt. Bei manchen Bäumen z. B. der Robinie ist es normaler Weise nur der letzte Ring, bei andern Kernholz bildenden Bäumen sind es nur wenige Ringe, in denen das Wasser aufwärts strömt und dabei betheiligt sich gerade der letzte Ring in hervorragender Weise an der Leitung. Splintholzbäume, die auch im innersten, ältesten Holztheile wasserreich und im Nothfalle Wasser nach oben zu leiten befähigt sind, leiten normaler Weise das Wasser dem Anscheine nach in einer breiteren, aus zahlreichen, d. h. 10 und mehr Ringen bestehenden äusseren Holzschicht nach oben.

Das Wasser steigt im Innern der Organe und diese sind mithin um so mehr geeignet zur Leitung des Wassers, je weitlumiger sie sind.

Beim Nadelholze leiten demnach vorzüglich die im Frühjahr zuerst gebildeten dünnwandigen Rundfasern, beim Laubholze die Gefässe und Tracheiden unter Mitwirkung des Strangparenchyms das Wasser.

Wenn sich im Frühjahre der Baum mit neuen Trieben und Blättern versieht, so kommt es darauf an, dass deren Transpirationsbedarf möglichst bald und ausgiebig gedeckt wird. Beschränkt sich die Wasserströmung auf wenige der jüngsten Jahresringe, wie bei den Kernholzbäumen, so producirt der Baum zunächst möglichst leitungsfähiges Holz, bei den Nadelhölzern weitlumige Tracheiden, bei den Laubhölzern möglichst viele und grosse Gefässe, von Tracheiden und Holzparenchym begleitet. Sind die Blätter ausgebildet und hat sich eine der Transpirationsgrösse entsprechende wasserleitende Holzschicht im neuen Jahrringe entwickelt, dann kann der Baum seine weitere Zuwachsthätigkeit mehr der Erzeugung solcher Organe zuwenden, welche der Festigung des Stammes dienen. Da mit sehr wenigen Ausnahmen alle deutschen Kernholzbäume eine reiche oder grossporige Frühjahrszone zeigen, so liegt der Gedanke nahe, einen Zusammenhang zwischen Gefässporenkreis und Kernholzbildung zu suchen und ihn darin zu finden, dass der neue Ring die erste Frühjahrszone durch Gefässbildung um so geeigneter für die Wasserleitung gestalten muss, je mehr diese auf die jüngsten Jahresringe beschränkt ist.

Bäume, bei denen eine grössere Jahrringszahl sich an der

Digitized by Google

Wasserleitung betheiligt (Splintbäume), haben dagegen nicht nöthig, den neuen Jahrring sofort in seinen jüngsten Theilen mit grossen und zahlreichen Gefässen auszustatten, vielmehr können diese im Holze mehr gleichmässig vertheilt stehen. In der That sind bei den Splintholzbäumen fast ohne Ausnahme die Gefässe mehr gleichmässig im Jahrringe vertheilt oder es ist doch nur wie bei der Rothbuche der äussere Theil des Ringes ärmer an Gefässen. Bei den Weiden sind die Gefässe zwar gleichmässig im Ringe vertheilt, obgleich sie einen deutlichen Kern bilden, doch kommt bei ihnen in Betracht, dass sie in der Regel ihre Laubmenge den ganzen Sommer hindurch vergrössern durch langandauerndes Wachsthum der Triebe. In Folge dessen muss sich auch gleichmässig im Jahresringe die Leitungsfähigkeit durch neue Gefässbildung vergrössern.

Je grösser die Transpiration eines Baumes im Vergleich zu seiner Holzproduction, um so mehr muss dementsprechend auch der Holzkörper zur Wasserleitung geschickt sein, um so mehr werden bei den Nadelholzbäumen, welche im Freistande viele transpirirende Nadeln erzeugen, die wasserleitenden weitlumigen Rundfasern zur Ausbildung gelangen. Beim Laubholze wird bei grosser Transpiration und geringem Zuwachse der Gefässreichthum im Verhältniss zur Ringbreite ein grosser sein müssen, wie in Fig. 99 die unteren schmalen Ringe erkennen lassen. Freistand bei Nadelbäumen fördert die Ringbreite. Da aber hiermit in der Regel eine sehr grosse Transpiration verknüpft ist, so ist das Holz aus sehr weitlumigen Organen zusammengesetzt, es ist geringwerthig. Je mehr die Transpiration unterdrückt wird, um so mehr treten die wasserleitenden Organe zurück und so zeigen die im Druck des Mutterstandes erwachsenen Tannen und Fichten Holz von ausserordentlicher Güte.

Aestet man einen überreich beasteten Baum aus, so steigert man damit die Güte des Holzes, weil nunmehr die Transpiration vermindert worden ist, während der Zuwachs selbst gar nicht oder doch in geringem Grade sich vermindert.

In geschlossenen Fichten- und Tannenbeständen ist das Holz von grösserem Gewichte, als das in freier Stellung erwachsener Bäume, weil bei ersteren die Verdunstung der Bäume durch geringere Kronenentwicklung und durch die Ruhe und Feuchtigkeit der Waldluft eine geringere ist, als bei letzteren.

Digitized by Google

Ein zweites Moment, welches die Verschiedenheiten des Früh lings- und des Sommerholzes im Jahrringe erklärt ist die verschiedene Ernährung des Cambiums, von der die Dicke der Wandungen abhängig ist. Im Frühjahre sind alle Ernährungsfactoren zunächst noch wenig günstiger Natur: die Temperatur erreicht keinen hohen Grad und erst, wenn das Minimum überstiegen ist, beginnen die Processe des Stoffwechsels im entsprechend langsamen Tempo; die Lichtwirkung ist noch nicht die günstigste, weil ja die Tage noch relativ kurz sind; die Bäume entwickeln erst ihre neuen Triebe und Blätter auf Kosten der in den jüngeren Zweigen vorräthigen Reservestoffe, können mithin selbst noch wenig neue Bildungsstoffe durch Assimilation herstellen. In dieser ersten Wachsthumsperiode entstehen Organe, welche verhältnissmässig dünnwandig sind, also die dünnwandigen Rundfasern des Nadelholzes, die dünnwandigen Gefässe, Tracheiden und Holzparenchymzellen des Laubholzes. Sind die neuen Triebe und Blätter völlig ausgebildet, die Tage länger und die Temperaturen höhere geworden, dann zeigen die Organe, die nun entstehen, dickere Wandungen, also beim Nadelholz entstehen dickwandige Rundfasern und später dickwandige Breitfasern, oder nur letztere, beim Laubholz entstehen nicht allein mehr Sclerenchymfasern, sondern oft werden auch alle Organe dickwandiger, kurzum, es entsteht substanzreicheres Holz.

Wiederholen sich in demselben Jahre die ungünstigen Ernährungsverhältnisse der Frühjahrsperiode, indem z. B. durch Insectenfrass vorübergehende Entlaubung eintritt, der erst später durch Austreiben schlafender Augen eine neue Belaubung folgt, dann können sich die Organe periodisch wieder verdünnen und scheinbar zwei Jahresringe in derselben Vegetationsepoche, sogenannte Doppelringe entstehen.

Je besser ein Baum ernährt wird, um so besser ist in der Regel das Holz, vorausgesetzt, dass nicht durch gesteigerte Transpiration dieser Vortheil wieder verloren geht.

So wissen wir z. B., dass auf bestem Kiefernboden auch das beste Kiefernholz, dass auf bestem Fichtenboden bei günstigem Klima das beste Fichtenholz entsteht. Die Lärche macht insofern eine Ausnahme, als sie in den höheren Gebirgslagen das beste Holz erzeugt und zwar vielleicht in Folge davon, dass dort der Uebergang vom Winter zum Sommer ein sehr kurzer, der Beginn der

Digitized by Google

cambialen Thätigkeit ein so später ist, dass kurze Zeit nach dem Erwachen der Zuwachsthätigkeit auch schon alle Ernährungsfactoren die denkbar günstigen sind, wogegen im Tieflande der Zuwachs schon im April, d. h. zu ungünstiger Jahreszeit beginnt und sich somit lange Zeit hindurch nur dünnwandiges Frühlingsholz zu bilden vermag.

Bei der Kiefer nimmt die Güte des Holzes solange zu, als die Zuwachsgrösse des Baumes in aufsteigender Linie sich bewegt; verschlechtert sich dagegen die Ernährung des Baumes etwa in sehr hohem Alter oder durch Verschlechterung des Bodens (Streurechen), so werden mit der Abnahme des Ringes auch alle Organe so dünnwandig, dass sehr leichtes Holz erzeugt wird. In extremen Fällen entsteht nur eine dünnwandige Rundfaser nnd eine dünnwandige Breitfaser (Fig. 95 b). Durchforstungsstämme der Fichte zeigen wegen verminderter Transpiration bis zu gewisser Zeit besseres Holz als die dominirenden Bäume. Sinkt der Zuwachs auf ein Minimum, so wird das Holz schlechter aus Nahrungsmangel.

Was die Laubhölzer betrifft, so ist von der Eiche bekannt, dass mit der besseren Ernährung auch die Güte steigt, da nach Ausbildung der wasserleitenden Porenschicht die Verdickung des Ringes wesentlich auf Entstehung der Sclerenchymfasern beruht. Nicht allein producirt der bessere Boden das bessere Holz, sondern wir finden auch, dass im gleichaltrigen Bestande die Güte des Holzes mit der Stärke ab- und zunimmt (Fig. 99).

Im 100jährigem Bestande zeigte ein Mittelstamm pro Festmeter Gewicht:

1.	Klasse	730 kg
2.	„	720 „
3.	„	680 „
4.	„	675 „
5.	„	660 „

Bei der Rothbuche hat die Ringbreite an sich keinen Einfluss auf die Holzgüte, da, wie Fig. 98 zeigt, im breiten und schmalen Ringe die Organe etwa in derselben Weise vertheilt sind. Wie wir aber weiter unten sehen werden, nimmt mit dem Alter des Baumes die Zahl der Gefässe entsprechend der Kronenausbreitung in schnellerem Tempo zu, als der Jahrring sich vergrössert, so dass mit dem Alter des Baumes das Holz gefässreicher, leitungsfähiger und substanzärmer wird.

Digitized by Google

§ 46. Verschiedenheiten des Holzes successiver Jahresringe.

Der innerste Jahresring einer jeden mehrjährigen Sprossaxe zeigt Abweichungen im Bau des Holzkörpers von den darauf folgenden Ringen insofern, als die an den Markkörper angrenzenden Theile der primären Gefässbündel aus Ring-, Spiral- und Netzgefässen bestehen, die nur einmal, nämlich beim Uebergange der Procambialbündel in Gefässbündel erzeugt werden. Das Holz der Nadelholzbäume besitzt nur hier Gefässe und erzeugt in der Folge solche nicht wieder. Im secundären Holze treten aber gewisse Verschiedenheiten hervor, die sich zunächst auf die Länge der Organe beziehen.

Beim Nadelholze sind die Tracheiden im innersten, an den Markkörper grenzenden Ringe am kleinsten und z. B. bei einer Kiefer in 11 m Höhe etwa 1 mm lang; nach aussen verlängern sie sich und zeigen beim 20. Ring etwa 3 mm, beim 40. Ring etwa 4 mm Länge. Nach dieser Zeit nehmen sie noch etwas an Länge zu, bleiben sich aber dann vom 50. Jahre an mit etwa 4,3 mm Länge gleich. Die Tracheidenlänge hat keinen bisher nachweisbaren Einfluss auf die Eigenschaften des Holzes. Die Güte des Holzes eines Jahrringes hängt vielmehr fast allein von dem Verhältnisse ab, in welchem Substanzmenge und Zelllumen innerhalb desselben zu einander stehen. Je grösser die Transpiration eines Baumes, um so mehr weitlumige Organe muss er erzeugen, je besser die Ernährung desselben, um so dickwandiger sind dieselben. Je nachdem der eine oder der andere von beiden Einflüssen mehr zur Geltung kommt, wird das Holz schlechter oder besser sein.

Bäume, welche in der Jugend im Drucke eines Mutterbestandes oder im Plänterwalde erwachsen sind, zeigen zwar sehr geringen Zuwachs, weil trotz guter Ernährung von den Wurzeln aus die Lichtwirkung eine geringe war, in viel höherem Grade ist aber die Transpiration in der mit Feuchtigkeit gesättigten Umgebung gehemmt und ist desshalb der schmale Ring fast nur aus dickwandigem Sommerholz gebildet. Das späte Erwachen der Zuwachsthätigkeit dürfte hierbei ebenfalls von Einfluss sein. Die Zwergfichten des Brockens, welche sich meist in einer Wolkenregion befinden, transpiriren sehr wenig und zeigen desshalb schmale aber feste Ringe. Die Fichten des Auwaldes im Bayerischen Walde, welche auf Bruchboden und in der dumpfen Luft der Thal-

Digitized by Google

gründe erwachsen sind, zeigen sehr enge Ringe, aber das beste und schwerste Holz des Bayerischen Waldes. Werden Bäume durch Freistellung, Abhieb des Mutterbestandes u. s. w. dem stärkeren Luftzuge und der Insolation ausgesetzt, so wird ihre Transpiration gesteigert, das sich neubildende Holz wird in der Regel weitlumiger und leichter, obgleich der Zuwachs meistens durch solche Verhältnisse gesteigert wird.

Freier Stand wirkt günstig auf die Volumproduction, aber ungünstig auf die Gewichtsbeschaffenheit des Holzes. Nur dann, wenn durch Blossstellung des Bodens dessen Thätigkeit vorübergehend gesteigert wird, wenn der Lichtstandszuwachs entsteht, der ja weniger auf gesteigerte Transpiration, als auf vermehrte Zufuhr von Bodennährstoffen zurückzuführen ist, bildet sich besonders in den unteren, sehr breiten Ringen ausgezeichnetes Holz, da die Ernährung verhältnissmässig viel stärker gefördert ist, als die Transpiration.

Wenn umgekehrt Fichten oder andere Nadelhölzer in der Jugend isolirt standen und in Folge dessen sich mit einer grossen Nadelmenge bekleiden konnten, dann ist ihre Transpiration sehr gross und ihr Holz trotz guter Ernährung weich und leicht. In demselben Maasse als solche Bestände sich schliessen, die Benadelung durch gegenseitige Beschattung und Unterdrückung verloren geht oder theilweise in der feuchten und ruhigen Luft des Bestandes weniger transpirirt, bessert sich die Qualität des Holzes.

Mit der Verbesserung der Ernährung, dem Steigen des Zuwachses bessert sich auch die Holzgüte, ein Sinken des Zuwachses hat in der Regel auch eine Abnahme des Gewichts zur Folge. Es ist leicht einzusehen, dass dies nicht immer der Fall zu sein braucht, dass ein gleichmässiges Sinken von Zuwachs und Transpiration ein Gleichbleiben des Holzgewichtes zur Folge haben kann.

Die so mannigfachen Betriebsoperationen in ihren Folgen auf die Qualität des Holzes einzeln zu besprechen, kann nicht wohl unsere Aufgabe sein, zumal es sehr wünschenswerth erscheint, dass weitere exacte Untersuchungen ausgeführt werden.

Von den Laubholzbäumen ist bisher nur die Rothbuche genauer erforscht und erscheinen Untersuchungen anderer Holzarten dringend erwünscht. Auch bei der Buche ist die Länge der Organe von innen nach aussen eine zunehmende. In 0,3 m Höhe ist die Länge der Sclerenchymfasern bei

Digitized by Google

5jähr.	Alter	0,58	mm
10 „	„	0,90	„
20 „	„	0,98	„
30 „	„	1,15	„
60 „	„	1,19	„
120 „	„	1,26	„
140 „	„	1,18	„
150 „	„	1,13	„

Wichtiger erscheint die Weite der Organe, insbesondere der Gefässe (Fig. 100—103). Sie beträgt in der Jugend bis zum 30jährigen Alter 0,002 □mm, steigt bis zum 60jährigen Alter auf 0,0035 □m und bleibt sich von da an gleich gross. Vergleicht man das Holz der Buche in verschiedenen Lebensaltern, so zeigt sich, dass in der Jugend das beste Holz erzeugt wird, dass mit jedem Jahrzehnt eine bemerkbare Abnahme des Holzes zu erkennen ist. Die Rothbuche erzeugt:

im	10jähr.	Alter	Holz	von	800	kg	Gewicht	pro	Cm.
„	20	„	„	„	„	745	„	„	„	„
„	40	„	„	„	„	729	„	„	„	„
„	60	„	„	„	„	702	„	„	„	„
„	80	„	„	„	„	680	„	„	„	„
„	100	„	„	„	„	657	„	„	„	„
„	120	„	„	„	„	643	„	„	„	„
„	130	„	„	„	„	638	„	„	„	„

Vielleicht ist diese Abnahme der Holzgüte, die in einer Zunahme der Gefässe eines Jahrringes ihren Grund hat, eine Folge davon, dass Zuwachs und Transpirationsgrösse der Bäume bis zu hohem Lebensalter sich vermehrt, während naturgemäss die Querfläche der Jahresringe entweder in langsamerem Tempo oder von einem gewissen Alter an gar nicht mehr zunimmt. Der Zuwachs ist ja das Resultat des Dicken- und Höhenzuwachses des Baumes und muss somit das Dickenwachsthum allein weniger schnell vorschreiten, als der Zuwachs des ganzen Baumes. Bei einer 140jährigen Buche, deren Zuwachs durch Freistellung sich plötzlich verdoppelte, weil die Nährstoffe des Bodens unter der Einwirkung der Atmosphärilien schnell aufgeschlossen wurden, stieg das Gewicht des neu sich bildenden Holzes von 600 kg auf 700 kg pr.

Digitized by Google

Cubm., weil die Transpiration weniger als die Ernährung desselben zugenommen hatte. Als andererseits eine vollbelaubte Buche bis auf die Hälfte der Krone ausgeästet wurde, stieg die Holzgüte

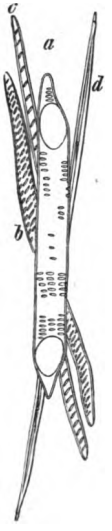


Fig. 100.

Durch Maceration isolirte Organe einer 5jährigen Rothbuche. a Gefäss. b und c Tracheiden. d Sclerenchymfaser $^{100}/_{1}$.

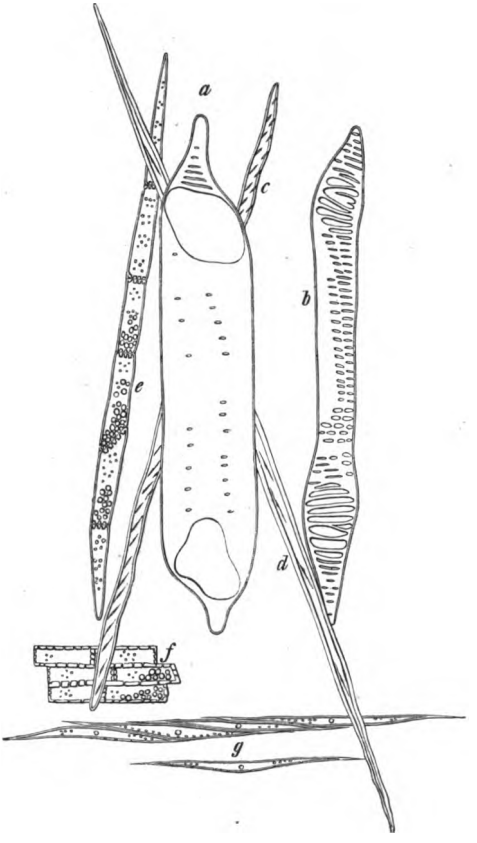


Fig. 101.

Durch Maceration isolirte Organe einer 140jähr. Buche aus Brusthöhe des jüngsten Jahrringes. a und b Gefässe. c Tracheiden. d Sclerenchym. e Strangparenchym. f Markstrahlzellen eines feinen Markstrahls. z Zellen eines breiten Markstrahls. $^{100}/_{1}$.

ebenfalls, weil die Verdunstung viel mehr vermindert wurde, als der Zuwachs.

Buchen auf geringem Standorte zeigen bei Abtrieb schlechteres Holz, als solche auf gutem, weil sie erst in späterem

Digitized by Google

Lebensalter zur Fällung gelangen, und frei erwachsene Buchen liefern besseres Holz, weil sie in früherem Alter die Hiebsreife erlangen.

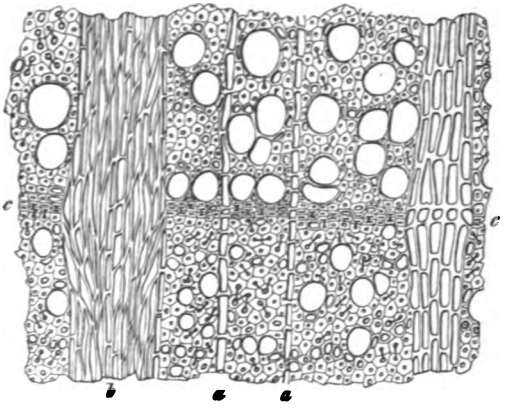


Fig. 102.

Querschnitt durch das Holz einer 5jährigen Buche. a Schmaler b breiter Markstrahl. c Jahrringgrenze. $^{100}/_{1}$.

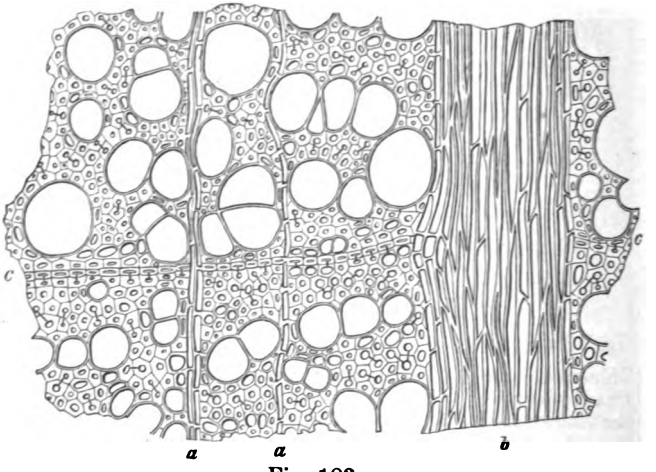


Fig. 103.

Querschnitt durch das Holz einer 140jährigen Buche aus den jüngsten Ringen in Brusthöhe. a Schmaler b breiter Markstrahl. c Jahrringgrenze. $^{100}/_{1}$.

Ueber die Veränderungen, welche das Holz eines bestimmten Jahrringes bei gewissen Holzarten im Laufe der Zeit erleidet, wurde schon Seite 36 ff. gesprochen.

Digitized by Google

§ 47. Verschiedenheiten im Bau des Jahrringes nach der Baumhöhe.

Der anatomische Bau eines Jahrringes zeigt grosse Verschiedenheiten je nach der Baumhöhe, doch liegen zur Zeit nur wenige Arbeiten nach dieser Richtung vor.

Bei den Kiefern zeigt sich ebenso wie wahrscheinlich bei allen Nadelholzbäumen eine von unten nach oben zunehmende Länge der Tracheiden, die dann von dem untern Ansatze der Baumkrone aufwärts sich wieder vermindert. Das Minimum der Länge bei 0,5 m beträgt 2,65 mm; die Länge steigt aufwärts bis zu 4,21 mm und sinkt in der Krone auf 2,78 mm herab.

Als gesetzmässig darf angenommen werden, dass im astfreien Schafte der Bestandesbäume das Holzgewicht unten am grössten ist und nach oben bis zum Kronenansatze abnimmt. Eine 130jährige Bestandeskiefer zeigte in den letzten 20 Jahren

auf	1,3	m	541 kg,
„	5,9	„	445 „
„	11,1	„	416 „
„	16,3	„	398 „
„	21,5	„	416 „
„	26,7	„	501 „

Die beiden letzten Messpunkte liegen innerhalb der Krone und zeigen, dass in dieser das Gewicht wieder nach oben zunimmt.

Eine 146jährige Fichte des geschlossenen Bestandes zeigte in den letzten 20 Jahren folgende Gewichtszahlen in

1,6	m	Höhe	449 kg,
8,0	„	„	416 „
14,4	„	„	406 „
20,8	„	„	392 „
27,1	„	„	418 „
30,6	„	„	477 „

Mithin steigen auch bei ihr innerhalb der beasteten Krone (bei den beiden letzen Sectionen) die Gewichtszahlen.

Offenbar steht dies in Beziehung zu der Baumform. Im astfreien Schafte vergrössert sich der Zuwachs von oben nach unten und erreicht im Wurzelstock ein Maximum. Der Wasserstrom,

Digitized by Google

welcher in den jüngsten Splintringen aufwärtsströmt, findet unten den grössten Raum, der sich nach oben schnell verjüngt. Die sich gleichbleibende Grösse des Transpirationsstromes benöthigt somit im unteren Stammtheile zwar absolut dieselbe Grösse des leitenden Zellraumes wie oben, da aber der Querschnitt des Jahrringes unten erheblich grösser ist, als oben, so nimmt die wasserleitende weitlumige Frühjahrszone unten einen relativ geringeren Antheil des ganzen Ringes in Anspruch und das Holz ist desshalb schwerer. So erklärt sich auch, dass Bäume, welche aus dem Schlusse plötzlich freigestellt wurden und den sich vorzugsweise unten gewaltig entwickelnden Lichtstandszuwachs zeigen, eine ausgezeichnete Holzqualität am unteren Stammende entwickeln. Die 130jährige Kiefer, deren Holzgewicht oben angegeben worden ist, war plötzlich nach dem 130. Jahre freigestellt und zeigte dann in den nächsten 17 Jahren folgende Holzgewichte:

auf	1,3 m	605	kg,
„	5,9 „	506	„
„	11,1 „	477	„
„	16,3 „	398	„
„	21,5 „	389	„
„	26,7 „	358	„

Man erkennt, dass die bedeutende Zuwachszunahme im unteren Stamme eine auffallende Steigerung des Holzgewichts nach sich zog, dass der mit der Freistellung verbundene grössere Transpirationsverlust ohne Zuwachssteigerung in der Baumkrone eine Abnahme des Gewichtes zur Folge hatte.

Innerhalb der Baumkrone steigert sich das Gewicht bei den Nadelholz und Laubholzbäumen fast immer, und zwar wahrscheinlich desshalb, weil die Abnahme des Wasserstromes nach oben schneller vor sich geht, als der Zuwachs sich vermindert. Die intensive Lichtwirkung auf die oberen Gipfel producirt reichlichere Nahrung, ernährt das Cambium der oberen Aeste besser, veranlasst dort die Erzeugung dickwandiger Organe, wogegen der Transpirationsstrom schnell nach oben abnimmt.

Wie sich die Baumkrone verhält, so verhalten sich im Freistande erwachsene, weit bis unten beästete Bäume, z. B. Fichten und Tannen.

Digitized by Google

Eine 146jährige, im ziemlich lichten Bestande erwachsene Fichte zeigte im Gegensatze zu der im Schluss erwachsenen Fichte, deren Holzgewicht oben mitgetheilt wurde, folgende Holzgewichte:

bei 1,6 m 396 kg,
„ 8,0 „ 397 „
„ 14,4 „ 404 „
„ 20,8 „ 413 „
„ 27,1 „ 436 „
„ 30,6 „ 469 „

Der Wasserstrom nach oben nimmt durch die seitlichen Aeste schneller ab, als der Zuwachs sich vermindert.

Es kommt noch in Betracht, dass im freien Stande erwachsene Bäume unten früher oder doch ebensofrüh im Frühjahre zur Vegetation erweckt werden, als oben, dass mithin unten mehr Frühlingsholz erzeugt wird, als bei im Schlusse erwachsenen Bäumen, bei denen die Vegetation unten erst spät beginnt.

In den Wurzeln sinkt das Gewicht schnell nach der Spitze derselben zu, so dass bei einer 120jährigen Kiefer das Wurzelholz bei einer Entfernung von

0,5 m ca. 500 kg,
bei 10,0 „ „ 274 „ betrug.

Es besteht hier nur aus dünnwandigen Organen, die durch Weitlumigkeit geschickt sind zur Wasserleitung.

Für die Laubholzbäume liegen zur Zeit genauere Untersuchungen nur für die Rothbuche vor.

Die Länge der Organe, der Gefässglieder, der Tracheiden und Sclerenchymfasern nimmt bei ihr von unten nach oben hin ab. Im 140. Jahresringe einer Rothbuche betrug sie bei

	für die Gefässe	für die Tracheiden	für die Sclerenchymfasern
1,3 m	0,633	0,882	1,177
5,5 „	0,532	0,773	1,010
21,1 „	0,453	0,640	0,838
24,1 „	0,437	0,627	0,777

Auf die Beschaffenheit des Holzes hat aber weniger die Länge, als vielmehr vorzüglich die Weitlumigkeit der Organe, insbesondere der Gefässe grossen Einfluss, und hier zeigt sich nun im astfreien Schafte eine grosse Gleichförmigkeit, indem die mittlere Gefäss-

Digitized by Google

weite bei 120—150jährigem Alter mit 0,0035 □mm dieselbe bleibt und nur in der Baumkrone nach oben so schnell abnimmt, dass sie auf 0,001 □mm herabsinkt. Im astfreien Schafte nimmt nun gesetzmässig das Gewicht des Holzes eines Jahrringes von unten nach oben hin ab, in der oberen Baumkrone steigt es bedeutend in die Höhe. An einer 120jährigen Buche betrug das Gewicht bei

1,3	m	Höhe	645	kg	pr.	Cm.,
5,5	„	„	638	„	„	„
10,7	„	„	632	„	„	„
15,9	„	„	606	„	„	„
21,1	„	„	600	„	„	„
26,7	„	„	702	„	„	„

Diese Verhältnisse erklären sich in einfacher Weise. Die Zahl der Gefässe bleibt sich im Jahresringe am astfreien Schafte in allen Höhen gleich, sie vermehrt und vermindert sich nicht, beträgt beispielsweise an einer alten Buche in allen Theilen des Schaftes pro Ringmantel 200 000. Dass auch ihre Weite sich im Schafte nicht ändert, haben wir oben mitgetheilt und steht mit der Nothwendigkeit in Beziehung, ein gleiches Wasserquantum durch den Stamm zur Krone emporzuheben. Die Gefässe sind offenbar die wichtigsten Organe der Wasserleitung. Da nun im unteren Stammtheile der Querschnitt des Jahrringes bei allen nicht unterdrückten Bäumen grösser ist als oben, so kann sich die Zahl der Gefässe unten auf einen grösseren Raum vertheilen; je weiter nach oben, um so näher müssen sie zusammentreten, einen um so grösseren Antheil am Jahresringe müssen sie ausmachen. Damit aber muss das Verhältniss der Substanzmenge zum Lumen der Organe nach oben sich ungünstiger gestalten, das Gewicht muss abnehmen. Ich lasse zu den Gewichtszahlen des 120jährigen Baumes, die oben angeführt sind, die Flächenantheile folgen, welche die Lumina der Gefässe vom ganzen Ringe einnehmen. Sie betragen bei

1,3	m	Höhe	0,472
5,5	„	„	0,507
10,7	„	„	0,542
15,9	„	„	0,612
21,1	„	„	0,630
26,7	„	„	0,220

Digitized by Google

Vergleicht man diese Zahlen mit den zugehörigen Gewichtszahlen, so erkennt man, dass mit der Zunahme des Gefässantheils das Gewicht abnimmt und umgekehrt. Die Gewichtszunahme innerhalb der Baumkrone erklärt sich aus der bedeutenden Verengerung der Gefässe, die mit der verhältmässig schnell abnehmenden Grösse des Wasserstromes in Beziehung steht.

In der Wurzel sinkt das Gewicht mit der Entfernung vom Stamm, da der Zuwachs sehr schnell, die Gefässzahl und Gefässgrösse weit langsamer nach der Wurzelspitze zu abnimmt.

Von einer 75jährigen Buche zeigte das Wurzelholz

bei 0,2 m Entfernung vom Stamm 653 kg pro cbm,
„ 1,2 „ „ „ „ 464 „ „ „
„ 2,4 „ „ „ „ 454 „ „ „
„ 3,6 „ „ „ „ 431 „ „ „

Schon die wenigen Untersuchungen, welche an der Birke, Eiche und anderen Laubholzbäumen bis jetzt angestellt sind, zeigen, dass die gesetzmässigen Verschiedenheiten in der Beschaffenheit des Holzes nach Baumtheil u. s. w., wie wir sie beispielsweise für die Buche kurz dargestellt haben, keineswegs für alle Holzarten die gleichen sind und es steht zu erwarten, dass sorgfältige Untersuchungen anderer Holzarten noch sehr interessante Aufschlüsse für die Anatomie und Physiologie der Pflanzen verschaffen werden.

D. Die Vermehrung der Pflanzen.

§ 48. Vegetative Vermehrung.

Die Erfahrung lehrt uns, dass alle Pflanzen eine beschränkte Lebensdauer besitzen, dass somit eine Neubildung, d. h. Vermehrung der Individuen neben dem Wachsthum und der Erhaltung der bestehenden Organismen stattfinden muss, damit die organische Welt erhalten bleibe.

Es ist die Aufgabe der Pflanzenkrankheitslehre, die äusseren nachtheiligen Einflüsse klar zu stellen, welche das Gedeihen und die Existenz der Pflanzen gefährden und die Erscheinungen zu verfolgen, welche durch jene nachtheiligen Einflüsse im Bau und im Leben der Pflanze hervorgerufen werden. Wenn eine Pflanze durch die von aussen auf sie eindringenden Einflüsse getödtet wird,

Digitized by Google

nennt man den Tod accidentiell. Es zählen zu diesen Todesursachen nicht allein die gewaltsamen Eingriffe der Thier- und Pflanzenwelt, sondern auch die schädlichen Einflüsse der anorganischen Natur, der Atmosphärilien, des Bodens, der Mangel an Nahrung u. s. w.

Im Gegensatze dazu bezeichnet man als natürlichen Tod das Absterben der Pflanzen aus inneren Ursachen, das auch unter den günstigsten Lebensverhältnissen unabhängig von äusseren Einflüssen eintritt. Pflanzen, welche nach Eintritt der Blüthe und Samenbildung an Erschöpfung zu Grunde gehen, weil mit der Ausbildung der Samen oder Sporen alle wanderungsfähigen Stoffe in diese hineingezogen werden, unterliegen damit dem natürlichen Tode. Bei den meisten perennirenden Pflanzen sind wir ausser Stande, mit Bestimmtheit zu behaupten, dass sie auch dann aus inneren Ursachen zu Grunde gehen würden, wenn sie unter den stets gleich bleibenden günstigen Verhältnissen ohne irgend welche von aussen einwirkenden schädlichen Einflüsse fortwachsen würden. Die Beantwortung der Frage setzt zunächst voraus, dass man sich über den Begriff der Individualität im Pflanzenreiche verständigt. Während sich schon bei Thieren, die auf sehr niederer Entwicklungsstufe stehen, Centralorgane ausbilden und eine Theilung des Individuums nicht zu einer Vermehrung der Individuenzahl führt, enthält noch im höchst entwickelten Baume jede Knospe alle die Gewebsformen, die nothwendig sind zur Entwicklung einer neuen selbstständigen Pflanze. Diese neue Pflanze, welche aus einem einfachen Theilungsprocesse der Mutterpflanze hervorgeht, hat dieselben morphologischen und physiologischen Eigenschaften, sie ist eigentlich dieselbe Pflanze geblieben, und die Auffassung, dass durch den Theilungsprocess einer Mutterpflanze diese nicht zu Grunde gehe, sondern in der Mehrzahl fortlebe, dass nur durch den Sexualact neue Individuen im engeren Sinne entstehen, hat in der Wissenschaft ihre berechtigte Vertretung gefunden. Andererseits ist aber auch mit Grund hervorgehoben, dass im Pflanzenreiche der Begriff der Individualität nicht in demselben Sinne aufzufassen sei, wie im Thierreiche, und dass auf vegetativem Wege, d. h. durch Theilungsprocesse entstehende Pflanzen als neue Individuen zu betrachten seien, die nur durch die Art ihrer Entstehungsweise keine Anregung zur Erlangung neuer morphologischer oder

Digitized by Google

physiologischer Eigenschaften erhalten haben. Mag man der einen oder anderen Auffassung sein, so wird doch die Beantwortung der Frage, ob der natürliche Tod eine allen Pflanzen innewohnende Eigenschaft sei, sehr schwierig. Die perennirenden Kräuter verjüngen sich jährlich durch Verästelung und Verlängerung des Wurzelstockes, die Torfmoospflanze wächst an ihrer Spitze weiter, wenn auch die älteren Theile absterben. Wir sind nicht im Stande zu sagen, ob das sich auf diese Weise stets verjüngende Pflanzenindividuum überhaupt jemals absterben würde, wenn nicht äussere Hemmnisse entgegentreten. Der Baum verjüngt sich jährlich in seiner Peripherie; die Zellen der Knospe und des Cambiumringes sind stets jung, so dass wahrscheinlich ein Steckling, den wir einem mehrtausendjährigen Baume entnehmen würden, im Stande wäre, zu einer neuen, wuchskräftigen Pflanze heranzuwachsen, die wiederum Jahrtausende durchleben kann.

Es liegt keinerlei Thatsache vor, die uns zu der Annahme zwänge, dass die Nachkommen einer auf vegetativem Wege sich vermehrenden Pflanze schliesslich aus inneren Ursachen, d. h. an Altersschwäche zu Grunde gehen müssten.

Auch dann, wenn man sich der Auffassung anschliesst, dass mit der vegetativen Vermehrung immer neue Individuen entstehen, und dass man bei der Beantwortung unserer Frage nur den einzelnen Baum in's Auge fassen dürfe, wird es schwer, nachzuweisen, dass der natürliche Tod eine der Pflanze innewohnende Eigenschaft sei. Man weiss, dass es 3000jährige Bäume gegeben hat und vielleicht noch giebt, die bis zum innersten Kerne durchaus gesund waren, dass die Lebensdauer der Bäume zwar eine nach der Holzart sehr verschiedene ist, dass aber immer ungünstige Einflüsse von aussen den schliesslichen Tod herbeiführen. Die grössere oder geringere Fähigkeit, diesen Angriffen Widerstand zu leisten, bestimmt im Wesentlichen die Lebensdauer eines Baumes.

Die mit der natürlichen Abnahme der Ringbreite erschwerte Ueberwallung entstandener Wunden, die allmählich fortschreitende Zersetzung des Holzes von abgestorbenen Wurzeln oder Aesten aus, die Abnahme der Ernährung aus dem erschöpften oder fest gewordenen Boden, die Abnahme der Blattmenge und der Erzeugung von Bildungsstoffen führt zu einer allmählichen Verminderung der Zuwachsgrösse, und wenn diese soweit abgenommen hat, dass

Digitized by Google

die Ernährung des Cambiummantels nur noch in den oberirdischen Baumtheilen stattfindet, während die Wurzeln keine Nahrung mehr bekommen, hört deren Zuwachs auf, es entstehen keine neuen, Wasser und Nährstoffe aufnehmenden Würzelchen und der Baum muss absterben. Will man dies als natürlichen Tod bezeichnen, so darf man doch nicht vergessen, dass die Knospen und Cambiumzellen des absterbenden Baumes einjährig und trotz des Hungertodes des Baumes jugendkräftiger Natur sind.

Die vegetative Vermehrung besteht in der Ablösung kleiner oder grosser Theile von der Mutterpflanze, welche direct weiterwachsen können und alle Lebenserscheinungen der Mutterpflanze wiederholen. Die Theile sind entweder einander ganz gleich, oder man kann einen abgetrennten Theil als Tochterorganismus von dem anderen Mutterorganismus unterscheiden. Der Tochterorganismus ist entweder nur eine einzelne Zelle, wie in der Regel bei den niederen Pflanzen (Brutzellen, Gonidien), oder ein Zellencomplex (Brutknospe), oder bei den höher entwickelten Pflanzen eine Knospe mit Sprossaxe und Blattorganen. Es kann auch ein grösserer Theil der Mutterpflanze mit einer oder mehreren Knospen (Steckling, Absenker etc.) zur vegetativen Vermehrung dienen.

Die vegetative Vermehrung ist im Gegensatze zu der eigentlichen Fortpflanzung dadurch ausgezeichnet, dass durch sie alle Eigenschaften der Mutterpflanze in der Regel ganz unverändert auf den Tochterorganismus übertragen werden. Desshalb bedient man sich dieser Vermehrungsart dann, wenn man die Eigenschaften einer Pflanze unverändert zu erhalten sucht, d. h. bei der Vermehrung solcher Gartenpflanzen, die sich durch irgend welche erwünschten Eigenschaften von anderen Individuen derselben Art auszeichnen. Das Oculiren, Pfropfen, Ablegen, Senkerbilden u. s. w. zielt immer auf Erhaltung aller Eigenschaften der Mutterpflanze hin. Nur äusserst selten entsteht aus einer Knospe eine andere Pflanzenform, d. h. eine Variation. So findet sich z. B. im botanischen Garten zu München eine geschlitztblättrige Variation der Rothbuche, an welcher eine Knospe sich zu einem normalblättrigen Sprosse entwickelt hat. Es ist klar, dass mit der vegetativen Vermehrung, wenn solche allein in der Natur stattfände, eine Fortentwicklung der Pflanzenwelt und eine Anpassung an die veränderlichen Existenzbedingungen der Erdoberfläche unmöglich wäre, dass

Digitized by Google

eine Stagnation bestehen würde, welche für die Pflanzenwelt selbst verderblich werden müsste.

§ 49. Die geschlechtliche Fortpflanzung.

Neben der vegetativen Vermehrung der Pflanzen, welche auf der untersten Entwicklungsstufe des Pflanzenreiches allein vorkommt, hat sich auch eine Vermehrungsform ausgebildet, welche als geschlechtliche oder sexuelle Fortpflanzung bezeichnet wird und sich dadurch auszeichnet, dass Zellen entstehen, die zu einer weiteren Fortbildung nur dann noch befähigt sind, wenn sie sich zuvor mit anderen Zellen desselben oder eines anderen Pflanzenindividuums vereinigt haben. Offenbar fehlt diesen als Sexualzellen bezeichneten Zellen etwas, was sie erst durch die Vereinigung mit anderen Sexualzellen, die wenigstens im Inhalte von ihnen verschieden sein müssen, erhalten, um dann zur Zelltheilung und zur Ausbildung eines neuen Individuums schreiten zu können. Die Verschiedenheit der beiderlei sich vereinigenden Zellen wird als sexuelle Differenz bezeichnet. Es giebt Algen und Pilze, bei welchen die beiderlei Sexualzellen keinerlei morphologische Verschiedenheiten erkennen lassen, bei denen also nur im Inhalte der einen, als weiblich bezeichneten Zelle etwas fehlen muss, was durch das Hinzutreten des Inhaltes der anderen, männlichen Sexualzelle ausgeglichen wird. Beide Zellen sind dabei entweder bewegliche Schwärmzellen oder die Vereinigung kommt dadurch zu Stande, dass zu der sich passiv verhaltenden weiblichen Zelle die männliche Zelle auf dem einen oder anderen Wege hinzugelangen sucht. Hierbei kommen auf die Ferne wirkende Kräfte zur Geltung, die es ermöglichen, dass die Spitze des Pollenschlauches von der Narbe aus den Weg bis zur Mikropyle der Samenknospe findet und zum weiblichen Sexualapparate hinwächst. Bei den meisten Pflanzen zeichnen sich die Sexualzellen dadurch aus, dass die als weiblich bezeichnete Zelle bei dem Vereinigungsprocesse sich passiv verhält, den ganzen Inhalt oder doch einen Theil des Inhaltes der männlichen Zelle in sich aufnimmt und dadurch entwicklungsfähig wird, dass sie ferner weitaus grösser ist, ja oft das Tausendfache an Protoplasmainhalt führt, wie die männliche. Letztere dagegen verhält sich aktiv, d. h. sie sucht auf dem einen oder anderen Wege zur weiblichen Zelle hinzugelangen, giebt ihren

Digitized by Google

Inhalt an jene ab und büsst damit ihre selbstständige Existenz ein. Sie ist endlich meist von sehr geringer Grösse im Vergleich zur weiblichen Zelle.

Nur wenige Fälle sind im Pflanzenreiche bekannt, in denen die weibliche Sexualzelle sich zu einem Individuum zu entwickeln vermag, ohne zuvor befruchtet zu sein (Chara crinita), welcher Vorgang dann als Parthenogenesis bezeichnet wird. Bei einigen Pflanzen hat man nachgewiesen, dass die Sexualapparate verkümmern, so dass ein Zeugungsact nicht zu Stande kommt. An der Stelle, wo die Sexualapparate sich befinden sollten, treten vegetative Knospungen auf, die zur Erzeugung neuer Individuen führen. Dieser Vorgang wird als Apogamie, Zeugungsverlust, bezeichnet (Pteris cretica). Dass die sexuelle Fortpflanzung auch bei höher entwickelten Pflanzen nicht unbedingt nothwendig für die Existenz und Fortentwicklung der Arten ist, zeigen die höher entwickelten Pilzformen, bei denen dieselbe ganz verloren gegangen ist, obgleich sie doch bei den niederen Pilzformen, den Zygomyceten, Peronosporeen u. s. w. eine so bedeutungsvolle Rolle spielt.

Wollten wir nun auf die so verschiedenartigen Vorgänge der Befruchtung bei den einzelnen Pflanzenfamilien näher eingehen, so würden wir genöthigt sein, in das Gebiet der systematischen Botanik direct einzugreifen, da die natürliche Verwandtschaft der Pflanzen sich am entschiedensten in der Ausbildung der Sexualapparate und der dieselben einschliessenden, bei den höheren Pflanzen als Blüthen bezeichneten Pflanzenorgane ausspricht. Indem wir desshalb die Darstellung der Befruchtungsorgane und Sexualprocesse der beschreibenden Botanik überlassen, wollen wir uns hier nur noch darauf beschränken, den Einfluss kurz darzustellen, welchen die Abstammung der Sexualzellen auf den Erfolg der Befruchtung ausübt.

Bei denjenigen Pflanzen, deren Sexualzellen äusserlich gleich oder doch ähnlich sind, erkennt man, dass bei der Vereinigung die gleichen Theile beider Zellen unter einander verschmelzen, d. h. dass sich beide Zellkerne zu einem vereinigen, das Protoplasma mit dem Protoplasma sich vermischt. Es erscheint als eine natürliche Folge dieser Gleichartigkeit, dass das neu entstandene Individuum den beiden Eltern auch in der späteren Entwicklung ähnlich wird, d. h. von ihren vererblichen Eigenschaften einen

Digitized by Google

durchschnittlich gleichen Antheil in sich vereinigt. Bei denjenigen Pflanzen aber, bei denen die männliche Sexualzelle im Vergleich zu der weiblichen Eizelle nur eine sehr geringe Grösse hat, so dass der Inhalt der männlichen Zelle oft nur den tausendsten Theil vom Inhalte der weiblichen ausmacht, müsste dann, wenn die erblichen Anlagen in der Organisation des ganzen Protoplasmakörpers der Sexualzellen enthalten wären, der mütterliche Einfluss auf die Eigenschaften des Tochterorganismus ein tausendfach grösserer sein, als der väterliche. Erfahrungsgemäss ist das nicht der Fall, vielmehr überwiegt bald der väterliche, bald der mütterliche Einfluss, und im grossen Durchschnitt kann man annehmen, dass beide Eltern den gleichen Einfluss auf die Eigenschaften der Nachkommen ausüben. Das führt aber zu der Annahme, dass nur ein minimaler Antheil des protoplasmatischen Inhaltes der Eizelle die erblichen Eigenschaften in sich trägt und zwar im grossen Ganzen ein Theil, der nicht substanzreicher ist, als der Inhalt einer männlichen Sexualzelle. In welchem Theile des Zellinhaltes die erblichen Anlagen verborgen sind, ist zur Zeit noch nicht sicher zu sagen.

Nach Naegeli ist es ein von ihm als Idioplasma bezeichneter, im Zellkern und im ganzen Protoplasma vertheilter, in Form äusserst zarter Stränge auftretender fester Bestandtheil des Plasmas. Die Qualität der erblichen Anlagen ist in der Form, Grösse und chemischen Beschaffenheit der Eiweissmicelle dieser Stränge begründet und zwar ist die Configuration des Querschnittes eines solchen Idioplasmastranges bei einer Art immer dieselbe; jene Stränge wachsen nur in die Länge durch Neubildung von Micellen derselben Art in jeder Micellreihe des Stranges. Durch Quertheilung der Idioplasmastränge bei der Zelltheilung ändert sich nicht deren Charakter, wohl aber dann, wenn neue Micellreihen im Strange entstehen oder die vorhandenen ihren Charakter ändern. Darauf beruht die Entstehung neuer Eigenschaften, die zunächst nur bei einzelnen Nachkommen auftreten, allmälig aber in demselben Maasse, in dem die Umgestaltung des Idioplasmas sich verallgemeinert, auf alle Nachkommen sich vererben.

Von anderen Forschern wird der die erblichen Eigenschaften tragende Theil des Plasmas in den Zellkern, insbesondere in das Nuclein verlegt. Zweifellos ist, dass aus der Vereinigung der

Digitized by Google

die erblichen Anlagen beider Sexualzellen enthaltenden Protoplasmatheile ein Product entsteht, welches schon in dem Zustande der befruchteten Eizelle alle die Eigenschaften in sich birgt, welche als erbliche bezeichnet werden, denn die oft so auffällige Aehnlichkeit eines Kindes mit den körperlichen und geistigen Eigenthümlichkeiten des Vaters ist doch nur auf das Minimum von Protoplasma zurückzuführen, das durch die männliche Sexualzelle in die weibliche Eizelle eingeführt wurde. Die weitere, auf Zelltheilung und Zellwachsthum beruhende Entwicklung der befruchteten Eizelle im Organismus der Mutter beeinflusst nicht mehr oder doch nicht nachweisbar die erblichen Anlagen, sondern nur die mehr oder weniger kräftige Ausbildung des Embryo.

Von der Qualität des Inhaltes der Sexualzellen hängt aber auch ab, ob überhaupt durch die Vermischung ein entwicklungsfähiges Individuum zu Stande kommt, und wenn dies der Fall ist, ob dasselbe mehr der Mutter oder mehr dem Vater ähnlich wird oder gar ganz neue Eigenschaften, die erblicher Natur werden können, in sich birgt.

Es ist bekannt, dass eine Befruchtung nur zwischen Pflanzen erfolgen kann, die mehr oder weniger nahe verwandt sind, und im Allgemeinen nur die Individuen einer Art fruchtbare Nachkommen erzeugen können.

Nur in seltenen Fällen ist eine erfolgreiche Verbindung auch zwischen systematisch verschiedenen Pflanzen möglich und wird eine solche als Bastardbefruchtung oder Hybridation bezeichnet.

Am leichtesten erfolgt die Bastardbefruchtung zwischen verschiedenen Varietäten derselben Art (Varietätenbastarde), seltener kommen Bastarde zwischen verschiedenen Species einer Gattung (Speciesbastarde) vor und nur wenige Fälle sind bekannt, dass Arten aus verschiedenen Gattungen (Gattungsbastarde) sich kreuzen lassen.

Man kann nicht sagen, dass die Möglichkeit der Bastardirung lediglich bedingt werde durch die systematische Verwandtschaft zweier Pflanzen. Denn es können zuweilen systematisch recht nahe stehende Pflanzen keine Bastarde bilden, während morphologisch viel weiter auseinanderstehende Arten hierzu im Stande sind, vielmehr besteht daneben noch eine sexuelle Affinität, die mit jener Verwandtschaft nicht völlig übereinstimmt.

Digitized by Google

Der niedrigste Grad der sexuellen Affinität liegt dann vor, wenn durch die Bestäubung einer Blüthe mit dem Pollen einer anderen Pflanze noch gar kein Embryo zu Stande kommt, wohl aber an den Blüthetheilen Veränderungen hervorgerufen werden, welche ohne Bestäubung nicht eingetreten sein würden. Ein höherer Grad äussert sich in der Ausbildung von Früchten und Embryonen, die aber nicht bis zur Keimfähigkeit gelangen; eine weitere Stufe wird durch Ausbildung einer beschränkten Anzahl keimfähiger Embryonen erreicht und die höchste Stufe äussert sich in der Entwicklung zahlreicher kräftiger junger Pflanzen. Wenn die Pollen verschiedener Pflanzen gleichzeitig auf eine Narbe kommen, dann gelangt nur der Pollen derjenigen Pflanze zur Befruchtung, welche die grösste sexuelle Affinität zur weiblichen Pflanze besitzt, wobei vielleicht der Umstand entscheidend ist, dass die Pollenschläuche dieser Pflanze denen der anderen voraneilen. Kommen verschiedene Pollen ungleichzeitig auf dieselbe Narbe und ist der später hinzukommende von grösserer sexueller Affinität, so kann er nur dann noch befruchtend wirken, wenn die zuerst eingedrungenen Pollenschläuche noch nicht störend oder gar befruchtend gewirkt haben, was meist schon nach wenigen Stunden eingetreten ist. Durch die Vereinigung des die erblichen Anlagen tragenden Theiles im Protoplasma der Sexualzellen entsteht ein Individuum, welches entweder von den Eigenschaften beider Eltern eine gleichmässige Mischung in sich zeigt, oder es lässt sich erkennen, dass die eine Elternform einen grösseren Einfluss auf die Nachkommen ausgeübt hat. Wird eine hybride Pflanze in der Folge wieder mit einer der Elternformen, zumal wenn dies die prävalirende ist, befruchtet, so kehren die Nachkommen leicht zu der Stammform zurück und so erklärt es sich, dass in der Natur die Grundformen doch bestehen bleiben, die Bastarde in der Regel bald wieder verschwinden. Durch die Vereinigung zweier fernverwandter Pflanzen entstehen aber auch sehr oft neue Eigenschaften, die unter günstigen Verhältnissen sich erhalten und zur Entstehung constanter neuer Pflanzenformen führen. Die Bastardbefruchtung spielt desshalb eine wichtige Rolle bei der Fortentwicklung des Pflanzenreichs in der Entwicklungsgeschichte der Erde.

Die Vereinigung sehr nahe verwandter Sexualzellen ist in der Natur zwar eine sehr häufig vorkommende, doch hat sich gezeigt,

Digitized by Google

dass dieselbe keineswegs für die Fortentwicklung der Pflanzen die geeignetste ist, vielmehr führt dieselbe zur Degeneration, ja in sehr vielen Fällen ist sie ohne Erfolg, d. h. es können dadurch keine keimfähigen Embryonen entstehen. Wir sehen desshalb auch eine unendliche Fülle mannigfach verschiedener Einrichtungen im Blüthenbau und in der Entwicklung der Sexualorgane, die offenbar darauf hinzielen, die Bestäubung und Befruchtung der weiblichen Sexualapparate durch die männlichen Sexualzellen derselben Blüthe, ja desselben Pflanzenindividuums zu verhindern.

Auf diese im Einzelnen einzugehen, kann hier nicht der Ort sein und wollen wir uns darauf beschränken, nur einige allgemeiner verbreitete Einrichtungen hier kurz aufzuführen. Die Vertheilung der männlichen und weiblichen Blüthenorgane auf verschiedene Blüthen oder gar auf verschiedene Pflanzen, die im ganzen Pflanzenreiche in verschiedenen Familien auftritt, schliesst die Vereinigung zu nahe verwandter Sexualzellen von selbst aus und auch bei den Pflanzen mit Zwitterblüthen ist in vielen Fällen erwiesen, dass der Pollen derselben Blüthe für die weiblichen Sexualzellen wirkungslos ist, auch dann, wenn beiderlei Sexualorgane gleichzeitig geschlechtsreif sind.

Sehr häufig ist aber bei den Zwitterblüthen zu beobachten, dass beide Geschlechtsorgane nicht zu derselben Zeit functionsfähig sind (Dichogamie). Entwickeln sich die weiblichen Organe früher (Protogynische Dichogamie) als die männlichen oder umgekehrt (Protandrische D.), so kann natürlich eine Befruchtung nur durch die Pollen anderer Blüthen erfolgen, wobei die durch Nectarien angezogenen Insecten die Vermittlerrolle zu spielen pflegen.

Auch kommt es sehr viel vor, dass dieselbe Pflanze verschieden gestaltete Blüthen erzeugt, bei denen die Narben der einen Blüthenform nur durch die Pollen der anderen befruchtet werden können (Heterostylie). Die makrostylen Blüthen besitzen kurze Staubfäden, die mikrostylen Blüthen dagegen lange Staubfäden und als legitime Verbindung, die sich durch Erzeugung zahlreicher kräftiger Embryonen auszeichnet, wird nur die Bestäubung des kurzen Griffels mit dem Blüthenstaube der kurzen Staubfäden der anderen Blüthen und umgekehrt des langen Griffels durch den Pollen der langen Staubfäden bezeichnet.

Digitized by Google

Von grossem Interesse ist die Art und Weise, in welcher die Insecten durch den Geruch und die Farben der Blüthen angelockt, den Zuckersaft aus dem Nectarien sich anzueignen suchen, dabei Pollen mit sich schleppen und diese an andere Blumen abstreifen, doch können wir auf die Einzelheiten nicht eingehen und wollen nur noch erwähnen, dass auch ohne Mitwirkung der Insecten die Uebertragung in vielen Fällen erfolgt, so z. B. bei den Nadelholzbäumen, deren Pollen von den mehr in den unteren und mittleren Theilen der Baumkrone auftretenden männlichen Blüthen zu den oben befindlichen weiblichen Blüthen emporsteigt, da ihr spec. Gewicht durch einen eigenartigen Flugapparat, in blasigen Erweiterungen der Aussenhaut bestehend, so vermindert ist, dass sie durch den geringsten Luftzug emporgetragen werden. Grosse Mengen des Blüthenstaubes erfüllen die Luft und kommen durch Zufall auf die Samenknospen. Ein Regen zur Blüthezeit schlägt die Pollen, die oft durch den Wind weit fortgeführt worden sind, in grossen Mengen nieder und veranlasst dann die Erscheinung des sogenannten Schwefelregens, der aber auch durch das Herabschlagen von Sporen z. B. der auf der Fichte auftretenden Aecidienform der Chrysomyxa Rhododendri oder Ledi entstehen kann.

Digitized by Google

Digitized by Google

Register.

A.

Abhärten 168.
Absorption der Nährstoffe 225.
Absprünge 74.
Acclimatisation 167.
Adventivknospen 114, 121.
Adventivwurzeln 142.
Aetherische Oele 53.
Affinität, sexuelle 300.
Aleuron 48.
Alkaloide 55.
Altersschwäche 295.
Ameisensäure 52.
Amide 50.
Ammoniak 219.
Amylum 44.
Anbauversuche 166.
Anlagen, erbliche 298.
Anthocyan 43.
Anthoxanthin 43.
Apfelsäure 52.
Apogamie 298.
Arabin 40.
Asche 31.
Asparagin 50.
Assimilation 172.
Athmung 187.
Auflösung 41.
Augen, schlafende 118.
Aussenrinde 99.
Aussetzender Zuwachs 272.
Axillarknospen 114.

B.

Bassorin 40.
Bast 93, 136.
Bastard 300.
Bastfasern 95.
Bastgefässe 93.
Bastparenchym 93.
Baustoffe 232.
Betulin 68.
Beugen 184.
Bewegungserscheinungen 181.
Bildungsstoffe 232.
Blatt 137.
Blattachselknospen 114.
Blattentstehung 123, 137.
Blattfleisch 99, 138.
Blattgrün 41.
Blattnerven 139.
Blatttranddriesen 109.
Blattspurstränge 77.
Blattstiel 137.
Blattvermögen 143.
Blumengelb 43.
Bluten 208.
Bodenwärme 156.
Borke 69.
Borsten 64.
Brachyblast 116.
Breitfasern 88, 278.
Brom 225.

C.

Cambialfasern 57, 133, 136.
Cambialthätigkeit 133.
Cambiform 97.
Cambium 131.
Capillarität 3.
Cellulose 31, 46.
Chlor 224.
Chlorophyll 41.
Chromoplasten 41.
Citronensäure 52.
Collenchym 65.
Coniferin 32, 55.
Contactreize 186.
Copulation 22.
Cuticula 38, 60.
Cuticularisirung 38.
Cystolithen 30.

D.

Dauergewebe 56, 124.
Degeneration 302.
Dermatogen 128.
Dextrin 47.
Dextrose 48.
Dichogamie 302.
Dickenwachsthum der Zellwand 23.
Dickenwachsthum, primäres 131.
Dickenwachsthum, secundäres 133.
Differenz, sexuelle 297.
Diosmose 5.
Doppelringe 282.
Drehwuchs 136.
Druck 184.
Drüsen 64, 108.
Durchlüftung 190.

E.

Eigenwärme 154.
Eisen 224.
Eiweissstoffe 15, 48.
Eiweissbildung 230.
Eizelle 240, 297.
Elektricität 187.
Elementarorgan 8.
Elementarorganismen 10.
Embryo 110, 240.
Endodermis 147.
Endosperm 240.
Epidermis 59.
Epinastie 183.
Erblichkeit 244, 264, 299.
Erfrieren 163.
Erschütterungen 184, 196.
Essigsäure 52.
Excentrischer Wuchs 270.

Digitized by Google

F.

Fasciculararcambium 131.
Fasern 88.
Faserzellen 89.
Faserzellen, gefächerte 89.
Fermente 16.
Festigung der Pflanze 124.
Fette 52, 250.
Filzgewebe 57.
Fortpflanzung 297.
Freistandszuwachs 267.
Frost 159.
Frostriss 160.
Fruchtzucker 48.
Füllzellen 37, 72, 84.

G.

Gefässe 57, 79, 81.
Gefässbündel 75, 147.
Gefässbündelscheide 101.
Gefrieren 159.
Geotropismus 183.
Gerbstoff 37, 50.
Gerbstoffschläuche 51.
Geschlechtsorgane 297.
Gewebsformen 56.
Gewebespannung 125.
Globoide 49.
Glutamin 50.
Glykose 48.
Glykoside 55.
Granulose 47.
Grundgewebe 97.
Grüne Rinde 99.
Gummi 32, 40, 47, 55.
Güte des Holzes 282, 283, 291, 294.

H.

Haare 63.
Hartbast 136.
Harze 38, 54, 106.
Harzbeulen 108.
Harzgallen 54.
Harzkanäle 105.
Hauptwurzel 142.
Hautdrüsen 109.
Hautgewebe 58, 124.
Heliotropismus 180.
Heterostylie 302.
Höhenwachsthum 254.
Hoftipfel 26, 86.
Holz 33, 79, 261.
Holzgefässe 57, 79.
Holzgummi 32, 37.
Holzluft 190, 208.
Holzparenchym 90.
Holzprosenchym 85.
Holzring 133, 261.
Holzröhren 81.
Hyaloplasma 15.
Hybridation 300.
Hypocotyler Stengel 111.
Hypoderma 65, 101.
Hyponastie 183.

J.

Jahrringbildung 133, 261, 279.
Jahrringform 269.
Johannistrieb 115.
Idioplasma 299.
Imbibition 3.
Imbibitionstheorie 213.
Indifferenzpunkt 111.
Individuum 294.
Insolation 155, 173.
Intercellularräume 12, 104, 108.
Interfasciculararcambium 133.
Intermediäres Längenwachsthum 117.
Internodien 112.
Intussusception 7.
Inulin 47.
Jod 225.
Jungbast 134.
Jungholz 134.

K.

Kali 222.
Kalk 39, 223.
Kautschuk 55.
Keimfähigkeit 241.
Keimung 240, 247.
Kernholz 37.
Kernkörper 19.
Kieselsäure 40, 224.
Kirschgummi 40.
Klebermehl 48.
Kletterorgane 140.
Knoppern 51.
Knospe 112.
Kohlensäure 176.
Kohlenstoff 218.
Kohlenwasserstoff 58.
Kork 65.
Korkcambium 67.
Korkhaut 65.
Korkkrusten 68.
Korkwarzen 71.
Kryptoblasten 118.
Krystalldrusen 56.
Krystalle 51.
Krystalloide 49.
Kugeltriebe 120.
Kurztriebe 116.

L.

Laevulose 48.
Längenwachsthum 117, 180, 254.
Langtriebe 116.
Lebenssaftgefässe 103.
Leimgewebe 65.
Lenticellen 71.
Leucin 50.
Libriformfasern 89.
Lichtstandszuwachs 177, 267.
Lichtwirkung 172, 256.
Lipochrom 44.
Luftwärme 156.

M.

Magnesia 224.
Makroblasten 116.
Maltose 48.
Mark 98.
Markflecke 93.
Markstrahlen 91, 133.
Mechanischer Druck 184.
Meristem 56.
Mesophyll 99, 138.
Micelle 2.
Mikrosomen 21.
Milchröhren 101.
Milchsaft 58, 102.
Milchzellen 102.
Mineralische Nährstoffe 177.
Molecularstructur 1.
Mycorhiza 149.

N.

Nachreife 242.
Nährstoffe 217.
Nährstoffaufnahme 225.
Nährstoffwanderung 232.
Natron 225.
Netzgefässe 81.
Nitrate 219.
Nucleolus 19.
Nucleus 19.
Nutation 256.

Digitized by Google

O.

Oberhäutchen 60.
Oberhaut 59.
Oele 52, 250.
Organische Säuren 50.
Oxalsäure 51.

P.

Papillen 63.
Parenchym 57.
Parthenogenesis 298.
Periblem 128.
Pericambium 147.
Periderm 66.
Perisperm 240.
Pflanzenglieder 110.
Pflanzenschleim 47.
Phänologische Beobachtungen 169.
Phellem 67.
Phelloderm 67.
Phellogen 67.
Phloem 78.
Phosphorescenz 188.
Phosphorsäure 222.
Pilzwurzel 149.
Plerom 128.
Poren 30.
Präventivknospen 118.
Procambialstränge 75.
Prosenchym 57.
Proteïnkrystalle 49.
Protoplasma 14.
Provenienz der Samen 168.

Q.

Quellen der Substanz 3.
Quellen der Samen 245.

R.

Raphiden 56.
Reif 60.
Reifen 240.
Reizbewegungen 186.
Reservestoffe 239, 248.
Rinde 99.
Rindendruck 126, 278.
Ringelborke 69.
Ringelung 234.
Ringgefässe 29, 81.
Röhren 57, 79.
Rohrzucker 48.
Rosettentriebe 118.
Rundfasern 88, 275.

S.

Salpetersäure 219, 230.
Samenjahre 252, 265.
Samenlappen 240.
Samenruhe 242.
Sauerstoff 187, 218.
Schattenpflanzen 174.
Scheinparenchym 57.
Scheitelzelle 127, 144.
Schichtung der Zellwand 23.
Schläuche 104.
Schlafbewegung 181.
Schlafende Augen 118.
Schleim 40.
Schliesszellen 61.
Schuppenborke 69.
Schwammgewebe 100.
Schwefel 222.
Schwerkraft 182.
Schwinden 2.
Sclerenchym 57, 89, 95.
Secretbehälter 58, 101, 104.
Sexualzellen 297.
Siebröhren 58, 93.
Siebtipfel 30, 94.
Spaltung 22.
Spaltöffnungen 60.
Sphäroblasten 120.
Spiralgefässe 29, 81.
Spiralwunden 238.
Spitzknospe 114.
Splint 36.
Sporenpflanzen 111.
Sprossung 22.
Stärkemehl 44.
Stärkescheide 239.
Steinzellen 124.
Stickstoff 219.
Stoffwanderung 232, 249.
Stoffwandelung 229.
Stomata 60.
Stossreize 186.
Stränge 74.
Strahlenparenchym 91.
Strangparenchym 90.
Strangscheide 101.
Strecken 183, 255.
Symbiose 149.

T.

Tagmen 2.
Tannin 50.
Temperaturminimum 164.
Terminalknospe 114.
Terpentinöl 38, 53.
Theilungsgewebe 56.
Thränen 63, 209.
Thyllen 84.
Tipfel 25.
Tod 294.
Torus 27.
Tracheen 57, 79.
Tracheiden 85.
Transitorische Stärke 239.
Transpiration 159, 192.
Transversalheliotropismus 180.
Traubenzucker 49.
Treppengefässe 81.
Turgor 5.
Tyrosin 50.

U.

Urgewebe 56.
Urzelle 56.
Urzeugung 9.

V.

Vallonen 51.
Vanillin 32, 55.
Vegetationsruhe 242.
Vegetationsspitze 122.
Vegetative Vermehrung 293.
Verdickungsring 123.
Verdunstung 179, 192.
Vererbung 299.
Verfärbung 163.
Verharzung 38.
Verholzung 32.
Verkernung 37.
Verkieselung 39.
Verkorkung 38.
Vermehrungsorgane 141.
Verschleimung 40.

W.

Wachs 53.
Wachsthumsphasen 254.
Wärme 153, 176.
Wärmebedürfniss 165.
Wärmequellen 155.
Wärmestrahlung 158.
Wärmesumme 170.
Wahlvermögen d. Wurzeln 228.
Wasseraufnahme 198.
Wasserbewegung 198.
Wassergehalt d. Bäume 202.
Wasserspalten 63.
Wasserstoff 218.

Digitized by Google

Wasserverdunstung 192.
Weinsäure 52.
Winterfärbung 163.
Winterknospen 115.
Wollhaare 64.
Wundkork 74.
Wurzel 142.
Wurzelbrut 122, 152.
Wurzeldruck 6, 206.
Wurzelfäule 190.
Wurzelhaare 63, 145, 226.
Wurzelhaube 144.
Wurzelspitze 144.
Wurzelthätigkeit 205.
Wurzelverkürzung 151.
Wurzelvermögen 143.

X.

Xantophyll 42.
Xylem 78.

Z.

Zellbildung 22.
Zellfasern 90.
Zellgänge 93.
Zellhautbildung 20.
Zellkern 19.
Zelltheilung 19.
Zellverjüngung 22.
Zellwand 23, 33.
Zersetzung 41.
Zersprengen der Rinde 126, 184.
Zeugungsverlust 298.
Zuckerarten 48.
Züchtung 168.
Zuwachsgrösse 264.
Zwischenwanddrüsen 109.

UNIV. OF MICHIGAN.
OCT 17 1913

Buchdruckerei von Gustav Schade (Otto Francke) Berlin N.

Digitized by Google

Digitized by Google

UNIVERSITY OF MICHIGAN
3 9015 06953 3332

Digitized by Google

Digitized by Google